VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Г. Ф. ФИЛИМОНОВА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ИГЛОКОЖИХ





АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ЛЕНИНА КОЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ ИМ. С. М. КИРОВА
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Г. Ф. ФИЛИМОНОВА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ИГЛОКОЖИХ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ
1979

УДК 593.9+591.43

Функциональная морфология пищеварительной системы иглокожих. Филимонова Г. Ф. Л., «Наука», 1979. 120 с.

Монография является первой в мировой литературе сводкой по пищеварительной системе иглокожих. Рассмотрены все классы современных иглокожих, включая морских лилий, голотурий, морских ежей, морских звезд и офиур. Освещены вопросы экологии питания и пищевого поведения, анатомо-физиологические и тканевые особенности строения, физиологии и биохимии процесса пищеварения. Особое внимание уделено микроскопическому строению и ультраструктуре кишечного эпителия. Приведена новая классификация типов клеток на основе их ультраструктуры, предложена оригинальная трактовка функционирования клеток. Выявлены специфические черты строения кишечного эпителия в различных классах иглокожих и общие для типа закономерности тканевой и клеточной организации кишечного эпителия. Охарактеризованы приспособительные явления в макро- и микроструктуре пищеварительных органов, зависящие от экологических условий обитания и питания. Лит. — 391 назв., ил. — 35.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

И. Б. ТОКИН

Ф $\frac{21009\text{-}615}{055(02)\text{-}79}$ 660-79 2005000000

© Издательство «Наука», 1979 г.

ВВЕДЕНИЕ

Своеобразие иглокожих, животных пятилучевой радиальной симметрии с признаками исходной вторичной двусторонней симметрии (Федотов, 1966), относящихся к надтипу Deuterostomia (Иванов, 1976), привлекало внимание многих исследователей. Вместе с тем их изучение представляло большие трудности; для иглокожих характерны, по выражению В. Н. Беклемишева (1964), неисчерпаемые преобразования, непрерывные перестройки, громадное многообразие направлений развития и почти полное отсутствие прогресса. Эволюция пищеварительного аппарата иглокожих описана достаточно подробно (Ливанов, 1955; Федотов, 1966). Тип строения кишечника (длинный трубчатый или короткий мешковидный) определяется общим планом строения животных, образом жизни (прикрепленные формы и свободноподвижные), различиями в характере пищи и способах питания (микрофагия, хищное питание). Эволюция хорошо развитых лучей у морских звезд связана и с другой особенностью их кишечника, а именно с появлением некоторой вторичной радиальности строения, выражающейся в развитии на аборальной поверхности желудка пяти пар пилорических выростов, располагающихся в лучах. Отсутствие головы или только легкая степень цефализации приводит к особой форме тела, где рот часто прилежит к субстрату, а положение ануса, если он есть, варьирует.

Пищевые механизмы иглокожих имеют различные структурные модификации как внутри, так и между отдельными классами и отражают существенные отличия в образе жизни и пищевом поведении.

Вместе с тем знания о структуре и функции пищеварительной системы различных классов иглокожих неоднородны, часто скудны и во многих случаях бездоказательны. Тот факт, что многие из основных исследований, касающихся деталей строения пищеварительной системы иглокожих, были сделаны много лет назад (Hamann, 1885, 1887, 1889a; Chadwick, 1900, 1907) и не отвечают современным стандартам, вносят дополнительную неопределенность. Как указывает Андерсон в одном из недавних обзоров (Anderson, 1966), нет группы иглокожих и нет вида иглокожих, для которого бы мы имели действительно удовлетворительную информацию о строении пищеварительной системы, физиологии и биохимии пищеварения. Трудно понять, например, как значительный кишечник морских лилий совершенно не замечен гистологами и физиологами. Очень скудно представлены данные о тонком строении клеток пищеварительной системы у представителей всех классов иглокожих; существующие единичные работы выполнены в те годы, когда современная техника фиксации глютаральдегидом еще не нашла широкого применения.

До сих пор нет удовлетворительной классификации отделов пищеварительного тракта и типов клеток выстилающего эпителия, основанной на функциональных характеристиках. Недостаточна информация о пищеварительных ферментах иглокожих; в большинстве случаев лишь конста-

тируется факт присутствия ферментов трипсино- или пепсиноподобного действия; в некоторых классах (Crinoidea) и подобные исследования не проводились.

Наконец, много неясного в вопросах переваривания пищи, ее абсорбции, транспорте и взаимосвязи пищеварительной системы с другими системами организма иглокожих.

В настоящей работе сделана попытка рассмотреть с позиций функциональной морфологии макро- и микроскопическую анатомию и ультраструктуру кишечного эпителия иглокожих, связав эти данные с особенностями питания и пищевого поведения, а также с учетом имеющихся в литературе сведений по физиологии и биохимии пищеварения у этих животных.

Одна из основных задач настоящего исследования — изучение в сравнительном аспекте тканевого и клеточного строения кишечного эпителия иглокожих. Особенностью современной гистологии и цитологии является неравномерное развитие различных разделов, относящихся к этой области знаний. С. Я. Залкинд (1976) справедливо замечает, что, изучая наиболее актуальные проблемы гистологии — пролиферация клеток, дифференцировка и детерминация, контроль тканевой и клеточной активности, — мы почти ничего не знаем о развитии разнообразных клеточных, тканевых и органных структур на разных ступенях эволюционной лестницы. Основы современной эволюционной гистологии были заложены в классических трудах А. А. Заварзина (1925, 1950, 1953) и Н. Г. Хлопина (1946). И лишь в 1976 г. появились серьезные руководства (Вельш, Шторх, 1976; Заварзин, 1976), в которых обобщен большой сравнительно-гистологический и цитологический материал.

А. А. Заварзиным (1976) рассмотрена эволюционная динамика кишечных эпителиев у различных групп многоклеточных, включая млекопитающих, рыб, амфибий, членистоногих, моллюсков, полихет и некоторых низших многоклеточных (губки, турбеллярии). Суммируя эти данные, А. А. Заварзин полагает, что на уровне морфобиохимической дифференцировки отдельных специализированных клеток и на уровне системной организации кишечных эпителиев у разных животных проявляются общие тенденции прогрессивного усложнения этой ткани. В то же время существует большое разнообразие отношений, наблюдаемых у систематически отдаленных групп. Как отмечает А. А. Заварзин, для углубленного анализа закономерностей филогенетической дифференцировки кишечных эпителиев сравнительным методом необходимы целенаправленные исследования не на представителях отдельных видов, а на специально подобранных по экологическим признакам рядах форм в пределах основных групп многоклеточных. К настоящему времени такие интересные в эволюционном плане группы животных, как щупальцевые, иглокожие, полухордовые, хордовые изучены очень слабо, в частности, данные о строении кишечного эпителия иглокожих вообще не представлены в современных руководствах.

В настоящей работе изучено строение кишечного эпителия у представителей всех современных классов иглокожих; при выборе объектов учитывались экологические различия в условиях обитания и пищевом поведении. Выявлены общие закономерности строения кишечного эпителия в типе иглокожих и определены специфические черты, отличающие его от других групп животных. Впервые проанализирована ультраструктура клеток кишечного эпителия в различных классах иглокожих с учетом дифференцированной локализации в отделах пищеварительного тракта.

Глава 1

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКИХ ЛИЛИЙ (CRINOIDEA)

АНАТОМО-ТКАНЕВЫЕ ОСОБЕННОСТИ

Морские лилии относятся к современным иглокожим, сохранившим признаки древних стебельчатых форм. Их пищевые механизмы, адаптированные к использованию в качестве источника пищи взвешенных частиц, также были широко распространены среди «предковых иглокожих».

Пищеварительная система морских лилий среди всех иглокожих изучена наименее подробно. Общие сведения о строении их пищеварительной системы приводятся лишь в известных учебниках и руководствах (Иванов и др., 1946; Догель, 1947; Cuénot, 1948; Федотов, 1951, 1966; Ливанов, 1955; Hyman, 1955; Anderson,1966; Binyon, 1972); эти данные основаны главным образом на монографических описаниях строения криноидей (Hamann, 1889a; Chadwick, 1907). В современной литературе отсутствуют оригинальные работы, посвященные строению пищеварительной системы морских лилий, нет данных о пищеварительных ферментах, ничего не известно о механизмах переваривания пищи, транспорта и накопления питательных веществ.

Пищеварительный тракт морских лилий лежит целиком внутри диска. У большинства морских лилий рот расположен более или менее центрально, и этих животных называют эндоциклическими; у некоторых Comasteridae рот в значительной степени смещен к периферии диска — это экзоциклические формы. Рот не имеет активного скелета и ведет в короткий пищевод, от которого у эндоциклических криноидей кишечник проходит аборально и латерально, достигая внутренней поверхности каликса, и делает полный оборот по направлению часовой стрелки; возвратясь к исходной точке, он выпрямляется вертикально, образуя прямую кишку, заканчивающуюся на вершине анального бугорка. Кишечник более широкий по сравнению с пищеводом и имеет боковые дивертикулы, два из которых у большинства видов р. *Antedon* очень длинные и ветвятся подобно железистым пилорическим выростам морских звезд.

У экзоциклических криноидей кишечник делает 4 оборота; однако диаметр кишечника одинаков на всем протяжении; дивертикулы отсутствуют. Стенка пищеварительного тракта Comatulidae выстлана высоким ресничным эпителием (Cuénot, 1948); в пищеводе ресничные эпителиальные клетки перемежаются с бокаловидными. Эпителий лежит на тонком соединительнотканном слое, утолщающемся к ректальной части кишечника.

В пищеводе хорошо развиты циркулярные мышечные волокна и нервный слой; вдоль кишечника сохраняется лишь один слой мышечных волокон. Высота эпителия в прямой кишке уменьшается; эпителий теряет реснички, в составе его появляются одноклеточные слизистые железы. Ректальный эпителий подстилается толстым соединительнотканным слоем и окружен циркулярными мышечными волокнами. Анальная трубочка способна к ритмическим сокращениям для элиминации экскрементов.

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Пищей морским лилиям служат различные планктонные организмы, захватываемые щупальцами рук и пиннул и подгоняемые ко рту ресничками амбулакральных бороздок. Пища варьирует в зависимости от места обитания животных: в содержимом кишечника обнаружены диатомовые, одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли, радиолярии, фораминиферы, динофлагелляты, личинки ракообразных и мелких планктонных животных (Gislén, 1924). В материале, собранном с помощью пипетки изо рта живых *Antedon petasus*, содержались диатомовые, копеподы, остракоды, спикулы губок, личинки беспозвоночных, детрит (Gislén, 1924). Данные о составе пищи криноидей в зависимости от условий их обитания суммированы в таблице, приведенной в работе Фелл (Fell, 1966).

Способы питания морских лилий разных видов сходны. Эти животные фиксированы с помощью цирр к субстрату. На аборальной поверхности диска и «рук» имеются пищевые амбулакральные бороздки. У тех морских лилий, которые имеют пиннулы, пищевые бороздки пробегают также и вдоль пиннул. У современных морских лилий пищевые бороздки в руках сравнительно просты по строению, тогда как у ископаемых форм бороздки часто имели вид туннелей. Пища поступает в пассивный рот по амбулакральным желобкам, благодаря токам воды. Анальное отверстие лежит недалеко от рта, обычно в заднем интеррадиусе. Движение ресничек на поверхности диска организовано весьма сложно (Gislén, 1924) и направлено таким образом, чтобы очищать диск от мелких частиц и способствовать выносу экскрементов.

У тех форм, где амбулакральная система существенно редуцирована (сем. Comasteridae), кишечник значительно удлинен. Предполагают (Gislén, 1924), что у них существует дополнительный способ питания — морские лилии для сбора пищевых частиц могут использовать терминальные гребешки, свойственные этому семейству.

Амбулакральные ножки и бороздки снабжены секретирующими слизь железами, способствующими прилипанию частиц и их переносу в пищеварительный тракт. Полагали (Reichensperger, 1908), что секреция желез, связанная с чувствительными сосочками амбулакральных ножек, токсична для мелких животных; однако это окончательно не установлено. Николс (Nichols, 1960) указывал, что хотя структура амбулакральных ножек морских лилий сходна с таковой других иглокожих, они имеют специальные приспособления для сбора пищевых частиц; выделение слизи из слизистых желез регулируется сокращением мышц. Позднее было показано, что в папиллах амбулакральных ножек морских лилий р. *Nemaster* среди слизистых обнаружены клетки, содержащие микротрубочки и обладающие двигательной и сенсорной функциями (Holland, 1969). Эффективность питания может быть увеличена за счет поведенческих позиций рук, а у некоторых форм за счет их длины, которая иногда может превышать 100 ярдов (Clark, 1962). Пищевое поведение *Antedon petasus* прослежено в лабораторных условиях (Gislén, 1924); при голодании руки *A. petasus* вытянуты, пиннулы расправлены, амбулакральные ножки напряжены; при добавлении планктона руки и пиннулы приходят в активное состояние, а ножки изгибаются по направлению к амбулакральной бороздке.

Наблюдения за поведением *Heterometra savignyi* (Magnus, 1963, 1964) показали, что эта 20-лучевая морская лилия располагает лучи в одной плоскости против течения, образуя плоский фильтрующий веер; при этом перпендикулярно к течению направлена аборальная сторона лучей. При изменении направления течения изменяется и направление лучей. Пищевые частицы задерживаются в этом фильтрационном веере и поступают в пищевые бороздки. Площадь поверхности фильтрационного веера у взрослого животного составляет не менее 500 см². При скорости течения порядка 2 см/с через веер проходит не менее 60 л/мин воды.

СВЕТООПТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКОЙ ЛИЛИИ *HELIOMETRA GLACIALIS*

Ниже изложены некоторые данные о строении пищеварительной системы морской лилии *Heliometra glacialis* (Articulata: Antedonidae), широко распространенного арктического вида (Дьяконов, 1938). К сожалению, анализ материала нам удалось провести только на зафиксированных целиком в формалине объектах из проб, полученных с помощью дночерпателя. Детальный анализ и изучение тонкой структуры на имеющемся в нашем распоряжении материале произвести не удалось. Тем не менее, учитывая отсутствие в современной литературе сведений о тканевой структуре пищеварительного тракта морских лилий, считаем целесообразным привести некоторые наблюдения и микрофотографии.

Общий план строения эпителия пищеварительного тракта *H. glacialis* типичен для иглокожих. Эпителий расположен на базальной мембране, к которой примыкают тонкие мышечные слои и целомический жгутиковый эпителий. Строение выстилающего эпителия отличается в различных участках пищеварительного тракта.

Эпителий пищевода формирует небольшие складочки типа ворсинок и состоит из узких и высоких клеток (рис. 1*а*).[1] Высота внутреннего эпителиального слоя составляет около 150 мкм. Узкие палочковидные ядра расположены в несколько рядов и образуют ядерную зону, занимающую до 3/4 высоты эпителия. Апикальная область эпителия, свободная от ядер, составляет около 30 мкм. Расположение ядер в несколько рядов создает впечатление многорядности и анизоморфности эпителия. Однако в действительности все клетки выходят к просвету и, следовательно, эпителий нужно расценивать как ложномногорядный.

На апикальной поверхности имеются жгутики с отчетливыми базальными тельцами и длинными корешками. Особенностью эпителия пищевода является наличие в его базальных отделах мощного нервного сплетения (рис. 1, *а*). Узкие базальные отростки эпителиальных клеток пенетрируют нервное сплетение, примыкая к базальной мембране. Цитоплазма эпителиальных клеток пищевода не содержит каких-либо включений или гранул: очевидно, основная функция эпителия — транспортная. В нижних отделах пищевода в составе эпителия появляются слизистые бокаловидные клетки, а также клетки, апикальные участки которых заполнены округлыми гранулами диаметром около 1 мкм (рис. 1, *а*). Функциональное назначение этих клеток пока неясно, возможно, гранулы имеют зимогенную природу.

Кишечник морских лилий представляет собой довольно объемистый тонкостенный мешковидный орган, внутри которого всегда содержится то или иное количество пищевых частиц. Высота эпителия в кишечнике по сравнению с пищеводом значительно снижается — до 60—90 мкм. В апикальных участках эпителия имеются включения слизи, на поверхности клеток — жгутики. Узкие палочковидные ядра расположены в 2—3 ряда и смещены в базальные отделы эпителия (рис. 1, *б*). Надъядерная зона занимает область, равную примерно половине высоты эпителия, и заполнена мелкими желтоватыми гранулами с центральным уплотнением и светлым ободком по периферии. Очевидно, эти гранулы представляют собой фагоцитированный материал, находящийся на разных стадиях переваривания.

Эпителий латеральных разветвленных дивертикулов имеет строение, сходное с эпителием кишечника (рис. 1, *в*). Высота его 70—80 мкм. Ядра округлые, расположены в несколько рядов, ядерная зона занимает примерно 2/3 высоты эпителия. Надъядерная зона по сравнению с эпителием желудка сокращена до 10—15 мкм. На апикальной поверхности имеется

[1] Микрофотографии помещены на вклейках.

щеточная каемка, хорошо развиты жгутики. В надъядерных участках цитоплазма содержит мелкие вакуоли. В части клеток определяются мелкие базофильные гранулы, расположенные цепочкой в надъядерной зоне. По своей структуре они напоминают гранулы зимогенных клеток пилорического выроста морских звезд.

В области анального бугорка эпителий образует высокие (до 350 мкм) ворсинки, в центральной части которых проходит соединительнотканный сосочек (рис. 1, *г, д*). Высота эпителия около 60 мкм. Ядра округлые, расположены на разных уровнях. Цитоплазма клеток вакуолизирована; в эпителии, выстилающем анальный бугорок, хорошо развиты мышечные слои.

На данном этапе исследования окончательные выводы о функционировании кишечного эпителия у морских лилий еще сделать сложно, тем более что невозможно провести сравнение ввиду отсутствия морфологических и физиологических работ. Можно предположить, что основной функцией эпителия кишечника морских лилий является внутриклеточное переваривание. В боковых дивертикулах предположительно могут продуцироваться и полостные ферменты, но основная роль дивертикулов — абсорбция переваренных продуктов; эти участки благодаря складчатой форме имеют и наибольшую площадь поверхности, омываемую целомической жидкостью, куда могут транспортироваться продукты переваривания. Для уточнения многих неясных вопросов необходимо исследование ультраструктуры клеток эпителия различных отделов пищеварительного тракта морских лилий. Сложность проведения подобного рода работ обусловлена трудностью получения этих хрупких объектов живыми с больших глубин.

Глава 2

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ГОЛОТУРИЙ (HOLOTHUROIDEA)

•

ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Голотурии значительно отличаются от других иглокожих тем, что их тело удлинено в орально-аборальном направлении. Эти животные в подавляющем большинстве обитают на дне и в качестве источника пищи используют придонный материал. Некоторые виды захватывают детрит с поверхности дна, другие зарываются в субстрат и заглатывают песок или ил, усваивая имеющиеся там остатки органических веществ; часть животных, распуская свои древовидные щупальца, ловит планктонные организмы и различные взвешенные частицы. Содержание питательных веществ в пище разных форм варьирует, однако очевидно, что все они пропускают относительно большие количества бедной органическими веществами пищи через пищеварительный тракт (Anderson, 1966). В результате у них развивается относительно длинный трубчатый кишечник, обычно образующий в полости тела три петли. У зарывающихся в ил форм кишка обычно более короткая, чем у видов, живущих на поверхности. Так, у *Thyone* кишечник очень длинный, тогда как у *Paracaudina* он относительно короткий (Anderson, 1966).

Рот окружен венчиком щупалец в числе, кратном пяти. У одних голотурий (отр. Aspidochirota) они простые, короткие, с бляшками на концах, у других (отр. Dendrochirota) — длинные, ветвистые. Щупальца представляют собой видоизмененные амбулакральные ножки, приспособившиеся к захватыванию пищи. Соответственно голотурии подразделяются на две основные трофические группы (Binyon, 1972). Представители Dendrochirota выставляют свои покрытые слизью широко разветвленные древовидные щупальца в воду и таким образом «ловят» попадающие в них мелкие планктонные организмы и затем «обсасывают» щупальца, помещая их в рот. Кроме того, эти животные собирают придонный детрит.

Процесс питания у представителей отряда Dendrochirota подробно описан на примере *Cucumaria elongata* (Fish, 1967c). Из-за отсутствия слизистых железок или ресничек на щупальцах взвешенные в воде частицы задерживаются поверхностной слизью, продуцируемой железами глотки и пищевода. Каждый раз, когда в процессе питания щупальца вводятся в просвет глотки, они захватывают и свежую порцию слизи.

Представители отряда Aspidochirota используют щупальца как своего рода «лопату»: они пропускают через кишечник большие количества песка и ила, поглощая находящиеся в них органические субстраты подобно земляным червям. При большой плотности популяции голотурий количество этого песка может быть очень велико — до 58 кг в год на одно животное (Yamanouchi, 1926), а в пересчете на популяцию — от 10 до 60 т/акр (Crozier, 1918).

Специализированные формы, относящиеся к отрядам Elasipoda и Pelagothuria, питаются планктоном. Недавно проведенные наблюдения над глубоководными голотуриями из отряда Elasipoda (Barnes et al., 1976), отнесенными к виду *Peniagone diaphana,* позволили выяснить, что эти

планктонные формы держатся в воде всегда вертикально с направленными вниз ротовыми щупальцами, совершая медленные вертикальные передвижения; питаются они взвесью.

Таким образом, пища голотурий состоит в основном из простейших, диатомовых и детрита.

Показано, что питание у голотурий может быть как прерывистым, так и непрерывным, а у видов с суточным ритмом часы питания могут ограничиваться периодами темного времени (Yamanouchi, 1956).

Пищевое поведение голотурий подвержено сезонным изменениям; в зимние месяцы некоторые виды впадают в спячку (Fish, 1967c). Прохождение пищи через кишечник осуществляется путем перистальтики (Olmsted, 1917; Schreiber, 1930). По данным разных авторов, период, необходимый для прохождения пищи, составляет от 3 до 36 часов (Olmsted, 1917; Yamanouchi, 1929; Trefz, 1965; Tanaka, 1958).

МАКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ

Подробное анатомическое описание различных отделов пищеварительного тракта и их расположение в полости тела приводится в превосходной монографии Хаймэн (Hyman, 1955) и в ряде других руководств (Иванов и др., 1946; Cuénot, 1948; Федотов, 1951). Здесь следует лишь отметить, что унифицировать анатомическую номенклатуру пищеварительного тракта оказалось весьма трудно, поскольку имеются значительные видовые вариации в его строении, особенно очевидные у представителей разных отрядов. Краткое анатомическое описание все же необходимо для облегчения дальнейшего понимания особенностей структуры различных отделов. Для всех голотурий характерен длинный трубчатый кишечник, обычно в 2—3 раза превышающий длину тела. Рот представляет собой циркулярное или слегка овальное отверстие, окруженное кольцом щупалец; он ведет в глотку, проходящую через амбулакральное кольцо. Представления, касающиеся номенклатуры отделов пищеварительного тракта голотурий, весьма противоречивы (Stott, 1957). Наибольшие дискуссии связаны с наименованием области переднего отдела пищеварительного тракта, лежащего между двумя сужениями и отличающегося значительной толщиной мышечной стенки. Одни авторы (Oomen, 1926a, 1926б; Иванов и др., 1946; Stott, 1957) обозначают эту область как зоб, тогда как другие (Cuénot, 1948; Farmanfarmaian, 1969a; Fish, 1967a) называют ее мышечным желудком. Соответственно следующие отделы пищеварительного тракта описывают как желудок (Oomen, 1926a, 1926б; Stott, 1957) или кишечник (Cuénot, 1948). Стотт (Stott, 1957) пищеварительный тракт *Holothuria forskali* дифференцирует на глотку, зоб, желудок, кишечник, ректум и клоаку. При этом желудком он называет нисходящий отдел кишечника, следующий за зобом и связанный с пигментированной частью гемальной системы, а к кишке относит отдел пищеварительного тракта, к которому прилежит непигментированная гемальная система. Следующую часть кишечной трубки, не имеющую гемальных сосудов, Стотт именует ректумом. Однако гемальная система, образующая чудесную сеть и содержащая пигмент, характерна в основном для отряда Aspidochirota, поэтому такая классификация неприменима для других отрядов.

А. В. Иванов и соавторы (1946) у голотурии *Cucumaria frondosa* описывают глотку, пищевод, зоб, переднюю нисходящую петлю кишечника, среднюю восходящую петлю и заднюю нисходящую петлю, которая заканчивается клоакой. Три колена кишечника различает и Д. М. Федотов (1951), однако он считает, что нижнюю половину первого колена и все второе колено составляет желудок, а собственно кишка образует третье колено.

Изложенные материалы показывают, что в длинном трубчатом кишечнике голотурий очевидно нет четких анатомических различий, позволяющих дифференцировать разные отделы. Во всех случаях кишечная

трубка делает несколько изгибов в полости и заканчивается мышечной клоакой, прикрепленной мышцами к стенке тела, а кишечник имеет вид спирали, направленной по часовой стрелке. У Apoda в связи с червеобразной формой тела кишечник значительно укорачивается и делает только небольшой изгиб кпереди (Hyman, 1955). Пищеварительный тракт поддерживается дорсальными и вентральными мезентериями; их прикрепление в интеррадиусах описано подробно (Иванов и др., 1946; Hyman, 1955; Федотов, 1951).

Очень мало известно о строении пищеварительного тракта глубоководных голотурий (отр. Elasipoda, сем. Synallactida), а также в отрядах Molpadonia и Apoda (Hyman, 1955).

ТРАНСПОРТ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Представления о транспорте питательных веществ из пищеварительного тракта к другим органам голотурий весьма противоречивы. Еще в 1902 г. Энрике (Enriques, 1902) предположил, что перенос ферментов и продуктов переваривания через стенку кишечника голотурий осуществляется в основном амебоцитами. Эта концепция, известная под названием целомоцитной теории, господствовала в течение длительного времени и была подкреплена работами ряда авторов, показавших непроницаемость стенки кишки голотурий для хлоридов, сульфатов, глюкозы, сахарозы, красителей и других веществ (Henri, Lalou, 1903; Oomen, 1926a; Schreiber, 1930, 1932). Высказывалось предположение (Hetzel, 1965) о важной роли моруловидных амебоцитов в захвате аминокислот из пищеварительного тракта.

Данные об отсутствии накопления сахаров (Krishnan, 1968) в кишке *Holothuria scabra* подтвердились и более поздними работами (Krishnan, Krishnaswamy, 1970); радиоактивная метка сахаров оказалась в кишке ниже, чем в других тканях. Аналогичное явление описано и у *Stichopus parvimensis* (Lawrence et al., 1967).

Некоторые данные в пользу целомоцитной теории получены в результате наблюдений прямого захвата простых сахаров и растворенных аминокислот из окружающей морской воды (Koller, 1930; Stephens, Schinske, 1961; Ahearn, Townsley, 1975; Yungst, 1976). Однако вряд ли способ питания через кожные покровы может обеспечить голотурий необходимым числом калорий. Действительно, при исследовании транспорта питательных веществ у других иглокожих, в частности у морских ежей (Farmanfarmaian, Phillips, 1962), четко установлено, что галактоза непосредственно переносится через стенку кишки без значительного участия амебоцитов. Используя меченые глюкозу и аминокислоты, Фергюсон (Ferguson, 1964а, 1964б) получил аналогичные данные и для морских звезд. Известно, что пищеварительный тракт голотурий хорошо развит и протяженность его обычно больше, чем у морских ежей и звезд (Choe, 1962). Поэтому маловероятно, чтобы столь обширный кишечник являлся непроницаемым для питательных веществ. Кроме того, специальные физиологические исследования, связанные с изучением транспорта глюкозы через кишечник у разных видов голотурии — *Leptosynapta inhaerens* (D'Agostino, Farmanfarmaian, 1960), *Holothuria tubulosa* (Farmanfarmaian, 1963), *Thyone briareus* (Rundles, Farmanfarmaian, 1964), — показали, что кишечная стенка всех трех видов проницаема для глюкозы, причем имеет место не простая диффузия, а активный транспорт.

Весьма интересная работа выполнена на голотурии *Thyone briareus* (Farmanfarmaian, 1969а, 1969б). Он изучил физиологические параметры, влияющие на абсорбцию глюкозы, и тщательно исследовал в экспериментах in vivo и in vitro способность различных областей кишечника к абсорбции глюкозы. Автор установил, что главным местом абсорбции и накопления глюкозы является первая петля кишечника, а кишечная ткань — ос-

новное место накопления абсорбированного сахара. Оказалось, что лишь 3 17% глюкозы абсорбируется в перивисцеральной жидкости для распределения к другим органам; гемальные синусы не участвуют в распределении глюкозы, эту роль выполняет перивисцеральная жидкость. На основании изучения общего и небелкового азота в пищеварительном соке *Stichopus japonicus* (Tanaka, 1958) сделан вывод об абсорбции продуктов протеолиза в кишечнике.

Эти результаты не исключают возможности транспорта веществ через другие мембраны (дыхательное дерево, стенка тела). Показано, например, что сахарат железа из кишечника проходит в гемальную систему и элиминируется через дыхательное дерево, главным образом через левые ветви (Stott, 1957). В целом взаимоотношения кишечника с гемальной системой у голотурий изучены еще очень плохо. Особенности функционирования и даже роль гемальной системы голотурий окончательно не выяснены, что является весьма важным пробелом, особенно если учесть, что именно в этой группе иглокожих гемальная система достигает наиболее полного развития. Внутри капиллярной сети гемальной системы обнаружена истинная циркуляция (Kawamoto, 1926), происходящая — по крайней мере частично — за счет пульсации основных дорзальных сосудов (Prosser, Judson, 1952). Многочисленными исследованиями показано, что гемальная система и перивисцеральная жидкость могут играть значительную роль в транспорте сахаров у голотурий (D'Agostino, Farmanfarmaian, 1960; Farmanfarmaian, 1963; Krishnan, Krishnaswamy, 1970), так же как и у других иглокожих (Bennet, Giese, 1955; Ferguson, 1964а, 1964б).

В противоположность обширным исследованиям клеточных механизмов транспорта в кишечнике у млекопитающих (Wilson, 1962; Wiseman, 1964; Crane, 1968; И. Б. Токин, 1974) соответствующие процессы у беспозвоночных изучены очень слабо. Механизмы абсорбции питательных веществ и их транспорта у голотурий еще требуют специальных исследований.

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Физиология пищеварения голотурий рассмотрена в специальных обзорах (Hyman, 1955; Anderson, 1966). Установлено (Heyde, van der, 1922), что у *Thyone briareus* в просвете кишки имеется слабая протеаза, действующая в щелочной среде; других внеклеточных ферментов в просвете не обнаружено. Однако в экстрактах кишки выявлена высокая активность инвертазы и слабая — липазы. pH желудка составляет 7.6, в переднем отделе кишечника 7.2, в заднем — 7.9 и в ректуме 8.2.

Детально исследовано пищеварение у *Holothuria stellati* и *H. tubulosa* (Oomen, 1926а, 1926б); pH кишечника составляла 5.1; в кишечнике содержались внеклеточные протеаза, амилаза, инвертаза и липаза; все они имели слабую активность. В экстрактах кишки ферментативная активность была высокой. Крахмал, сахароза, гликоген и мальтоза переваривались при pH 6.0. Сильная активность протеазы определялась в диапазоне pH 2.8—9.2, тогда как активность липазы была слабой.

Сходные результаты были получены и на голотурии *Paracaudina chilensis* (Sawano, 1928). Ее кишечная жидкость имела pH 7.3—7.7; в экстрактах тканей и в пищеварительной жидкости определены амилаза и инвертаза; мальтаза обнаружена только в экстрактах. Не выявлено ферментов, способных переваривать лактозу и сахарозу. И в пищеварительной жидкости, и в тканевых экстрактах голотурии *P. chilensis* присутствует «триптаза», способная расщеплять фибрин до аминокислот при pH 8; в экстрактах тканей идентифицирована «эриптаза», расщепляющая пептон до аминокислот.

В кишечнике *Stichopus japonicus* (Choe, 1962) установлено наличие амилазы, целлюлазы, пектиназы, протеиназы, дипептидазы, эстеразы и липазы. Другими же авторами (Sawano, 1928; Yokoe, Yasumasu, 1964)

у этого вида голотурии активность целлюлазы не выявлена. Подробное исследование пищеварительных ферментов выполнено на голотурии *Cucumaria elongata* (Fish, 1967b). В экстрактах из ее кишечника обнаружены различные ферменты: эндопептидаза трипсиноподобного действия, несколько экзопептидаз, мальтаза, амилаза, инвертаза, гликогеназа, эстераза. Не выявлены лактаза, целлюлаза и липаза. Суммируя имеющиеся данные, можно отметить, что в проксимальных отделах пищеварительного тракта *C. elongata* преимущественно выявляются мальтаза, инвертаза, амилаза, тогда как в дистальных отделах кишечника более высока активность пептидаз; эстераза распределена равномерно.

Изучение активности альгиназы у разных иглокожих (Franssen, Jeuinaux, 1965) показало, что этот фермент выявляется у голотурии *Holothuria forskali,* но отсутствует у *Cucumaria lefevrei.* Авторы полагают, что биосинтез альгиназы носит биохимически адаптивный характер, связанный с природой питания.

Анализ материалов физиологических работ позволяет прийти к заключению, что в пищеварительном канале голотурий наиболее высоким является содержание углеводпереваривающих ферментов и имеются протеолитические ферменты трипсиноподобного действия, активные в щелочной среде; активность липазы сравнительно слабая. В то же время несомненно требуют дальнейшего тщательного изучения вопросы, связанные с выяснением источника пищеварительных ферментов, их регионального распределения, точной идентификации и состояния активности.

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Сведения о строении пищеварительного тракта голотурий сравнительно немногочисленны (Hamann, 1883, 1884; Enriques, 1902; Oomen, 1926a, 1926б; Schreiber, 1932; Stott, 1957; Fish, 1967a, 1967б; Farmanfarmaian, 1969a). В составе эпителия желудка голотурий описано присутствие большого числа слизистых железистых клеток, однако клеток, которые могли бы секретировать пищеварительные ферменты, не обнаружено (Hamann, 1883, 1884). Некоторые исследователи (Enriques, 1902; Oomen, 1926a, 1926б; Schreiber, 1932), которые также не выявили клеток, секретирующих ферменты, сделали вывод о том, что источником пищеварительных ферментов у голотурий являются гранулярные амебоциты, мигрирующие из гемальных сосудов через кишечный эпителий в просвет кишечника. Андерсон (Anderson, 1966), однако, полагает, что этот путь продуцирования ферментов у Metazoa настолько необычен, что необходимы тщательные повторные исследования. Описание строения стенки пищеварительного канала *Holothuria forskali,* сделанное Стоттом (Stott, 1957) весьма схематично, остается неясным, какой именно исследован отдел, хотя автор подробно останавливается на вопросах номенклатуры различных участков пищеварительного тракта. Лишь в кишечнике *Cucumaria elongata* (Fish, 1967a) описаны железистые клетки, гранулы которых окрашиваются железным гематоксилином Гейденгайна; высказано предположение о возможности выделения этими клетками пищеварительных ферментов. Кроме железистых, в кишечнике *C. elongata* находятся одноклеточные слизистые железы и накапливающие (storage) клетки. В последних в большом количестве содержатся липиды, но нет гликогена. У голотурии *Holothuria scarba* (Krishnan, 1968) гликоген во всех тканевых компонентах кишки также отсутствует; автор однако не описывает структуру кишечного эпителия и не указывает, какие отделы кишечного тракта им изучены. Результаты окрашивания различными методами сведены им в таблицу, судя по которой в исследованных компонентах кишечной стенки (целомический эпителий, циркулярные мышечные волокна, соединительная ткань и выстилающий эпителий) находятся кислые и основные белки, глико- и мукопротеины, кислые мукополисахариды, свободные и связанные липиды. Интересно,

что тинкториальные свойства целомического эпителия очень сходны с таковыми выстилающего эпителия кишки. Наибольшее содержание различных углеводных компонентов определено в соединительной ткани.

Подробное исследование строения кишечной стенки голотурии *Thyone briareus* (Farmanfarmaian, 1969а) показало, что она состоит из высоких (100—180 мкм) слизистых эпителиальных клеток со щеточной каемкой. Эти клетки рыхло организованы в ворсинкоподобные структуры, которые и занимают большую часть кишечной стенки. В основании эпителиальных клеток имеется соединительнотканное лакунарное поле (10—30 мкм), содержащее соединительнотканные волокна и жидкость, обладающую теми же тинкториальными свойствами, что и жидкость в мезентериальных синусах. Эта жидкость, очевидно, соединяется с гемальными синусами. Соединительнотканные лакуны проникают в основание ворсинок и распадаются на тонкие каналы, весьма сходные с лимфатическими каналами ворсинок позвоночных (Bell, Farmanfarmaian, 1967). По направлению кнаружи расположены продольный и циркулярный мышечные слои. Мышцы особенно сильно развиты в клоакальном сегменте кишечника (10—15 мкм). Дистальнее мышц находится тонкий соединительнотканный слой и серозный эпителий (10—30 мкм высотой), иногда имеющий реснички. На всем протяжении к кишечнику прилегают мезентериальный и антимезентериальный гемальные синусы.

Тонкое строение кишечного эпителия голотурий изучено очень слабо. В одной из работ (Kawaguti, 1964), связанной с исследованием тонкой структуры кишечной стенки голотурии *Stichopus japonicus*, анализируются вопросы ультраструктуры лишь одного участка пищеварительного тракта. Автором описаны слизистые клетки, имеющие длинные микроворсинки; основное же внимание уделено мышечным слоям и нервному сплетению.

Ультраструктура разных отделов пищеварительного тракта описана на примере *Holothuria tubulosa* (Rosati, 1968). Выяснено, что перитонеальный эпителий и мышечные слои имеют одинаковое строение на всем протяжении канала. В выстилающем эпителии желудка и кишечника описано несколько слоев клеток; не совсем ясно, однако, рассматривает ли автор внутренний эпителий как действительно многослойный. Так, во внутреннем эпителии желудка *H. tubulosa* отмечено наличие трех слоев, состоящих из разных типов клеток. В поверхностном слое эпителия располагаются клетки, богатые глюцидами и обладающие высокой абсорбирующей способностью. Структура клеток среднего и базального отделов описана недостаточно четко; во многих отношениях они сходны с амебоцитами. В клетках кишечника продолжается абсорбция и выражены процессы внутриклеточного переваривания и экскреции непереваренных частиц. Апикальная поверхность большей части кишечника имеет микроворсинки, в некоторых клетках описаны парные реснички. Секретирующие мукополисахариды слизистые клетки имеются в глотке и пищеводе. У *H. tubulosa* не обнаружено каких-либо клеток, продуцирующих гранулы ферментов.

Анализ имеющихся данных о структуре и ультраструктуре кишечного эпителия голотурий позволяет отметить, что в целом строение эпителия у разных видов весьма сходно. Характерной особенностью является значительная высота клеток эпителия. Под выстилающим эпителием имеются хорошо развитые гемальные пространства, сообщающиеся с дорсальными и вентральными мезентериальными синусами, которые в свою очередь связаны с так называемой чудесной сетью (rete mirabile). Многие авторы отмечают хорошее развитие мышечных слоев. Важно подчеркнуть, что большинство исследователей не обнаружило каких-либо клеток, способных секретировать пищеварительные ферменты, что и привело к многочисленным предположениям о роли амебоцитов в секреции пищеварительных ферментов. Ни одно из этих предположений тем не менее нельзя считать доказанным. Физиологические данные свидетельствуют о значительном содержании ферментов как в пищеварительном соке, так и в кишечной

стенке, хотя вопрос об источнике пищеварительных ферментов в кишечнике голотурий до сих пор не решен. Только Фиш (Fish, 1967а, 1967б), подробно исследовавший тканевую структуру и содержание ферментов в пищеварительном тракте *Cucumaria elongata*, пришел к твердому выводу, что клетки выстилающего эпителия кишки секретируют пищеварительные ферменты; однако и он не исключает возможности переноса ферментов амебоцитами.

Данные о сезонных изменениях пищеварительного тракта голотурии весьма фрагментарны. По существу лишь в одной работе (Krishnan, 1968) рассмотрены гистохимические изменения содержания белков, углеводов и липидов в гонадах, кишечнике и стенке тела в различные сезоны года у голотурии *Holothuria scarba*. Сезонные изменения в способности тканей окрашиваться на белок обнаружены только в мышечной ткани и целомическом эпителии кишки. У самок корреляции в содержании белка в тканях яичника и тканях кишки и стенки тела не выявлено, и Кришнан полагает, что яичники обладают собственным хорошо развитым аппаратом синтеза белка. В то же время для самцов такая зависимость определена: очевидно транспорт белков, необходимых для развития семенников, осуществляется через целомическую жидкость. Возможность транспорта органических веществ в целомической жидкости была установлена у голотурий *Leptosynapta inhaerens* (D'Agostino, Farmanfarmaian, 1960) и *Holothuria tubulosa* (Farmanfarmaian, 1963). В работе Кришнана (Krishnan, 1968) показано также, что углеводы не играют существенной роли в репродуктивном цикле *H.scarba*, тогда как наиболее важным резервным веществом являются липиды; количество липидов в кишечнике значительно уменьшается в процессе созревания гонад и начинает увеличиваться лишь после нереста. Роль липидов как важных запасных веществ подтверждается исследованиями Фиша (Fish, 1967б), описавшего утилизацию липидов из кишечника *Cucumaria elongata* во время гибернации.

Следует особо отметить высокие регенерационные свойства пищеварительного тракта голотурий, способность которых к эвисцерации внутренностей широко известна (Hyman, 1955). Недавно показано, что восстановление алиментарного канала у *Holothuria scabra* (Bai, 1971) после эвисцерации осуществляется от мезентерия, а нормальное функционирование пищеварительного тракта начинается уже на 7-е сутки.

Таким образом, многое в строении пищеварительного тракта голотурий еще остается неясным. До сих пор, например, появляются работы, свидетельствующие о непроницаемости кишечной стенки голотурий для многих простых соединений; тем самым утверждается, что кишечник не является органом абсорбции. Неясен вопрос о источнике пищеварительных ферментов, взаимоотношениях кишечника с гемальной сетью и первисцеральной жидкостью. Вряд ли можно согласиться с трактовкой роли кишечника голотурии как пассивной: у этих животных кишечник наиболее длинный среди всех Eleuterozoa и имеет прогрессивную, трубчатую форму.

Ниже изложены результаты наших наблюдений о структуре и ультраструктуре пищеварительного тракта, широко распространенной в Баренцевом море голотурии *Cucumaria frondosa* (Dendrochirota, Cucumariidae).

При дальнейшем описании будет использована номенклатура отделов пищеварительного тракта *C. frondosa*, принятая в отечественных руководствах (Иванов и др., 1946); согласно этой номенклатуре различают глотку, пищевод, зоб, переднюю нисходящую петлю кишечника, среднюю восходящую петлю и заднюю нисходящую петлю, заканчивающуюся клоакой.

СВЕТООПТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ КИШЕЧНОГО ТРАКТА ГОЛОТУРИИ *CUCUMARIA FRONDOSA*

Стенка зоба голотурий состоит из внутреннего эпителиального слоя, тесно примыкающего к нему соединительнотканного слоя, внутреннего продольного и наружного циркулярного мышечных слоев, нервных элемен-

тов и наружного целомического эпителия (рис. 2,*а*). Общая толщина стенки зоба составляет примерно 1500 мкм. Строение внутреннего эпителиального слоя весьма своеобразно и отличается как от нижележащих отделов пищеварительного тракта голотурий, так и от кишечного эпителия других иглокожих. Внутренний эпителий формирует довольно длинные выросты типа «ворсинок», диаметром до 300 и высотой до 900 мкм; ворсинки тесно прилегают друг к другу и образуют углубления (крипты), где высота эпителия снижается до 200 мкм (рис. 2,*а, б*). Ворсинки практически заполняют просвет зоба, так что на поперечных срезах он принимает звездчатую форму.

Ворсинкоподобные выросты несколько напоминают кишечные ворсинки млекопитающих; в центральной части этих выростов также имеются соединительнотканные сосочки. Однако, это сходство в значительной мере внешнее. В отличие от млекопитающих, у внутреннего эпителия зоба отсутствует базальная мембрана, отделяющая эпителий от соединительной ткани сосочка, и узкие базальные концы эпителиальных клеток проникают между соединительнотканными волокнами до внутреннего продольного мышечного слоя (рис. 2, *а, б*). Соединительнотканный остов ворсинки содержит единичные клетки и в основном представлен соединительнотканными волокнами, интенсивно окрашивающимися альциановым синим и паральдегид-фуксином; на таких препаратах можно проследить, что по существу каждая эпителиальная клетка окружена волокнами, которые, суживаясь, достигают апикальных участков эпителия (рис. 2,*б*).

Очевидно, соединительнотканные волокна способны к сокращениям, так как они часто имеют извитой вид. Особенно сильно развит соединительнотканный остов в центральной части ворсинки (рис. 2, *б*). Соединительнотканные волокна проникают и глубже, во внутренний продольный мышечный слой, при этом два—три пучка мышечных волокон, диаметром 2—4 мкм, окружаются толстыми соединительнотканными прослойками. Далее, соединительнотканные волокна пронизывают циркулярный мышечный слой в перпендикулярном направлении. Базальной мембраны, отделяющей целомический эпителий с интегрированными в нем нервными элементами от наружного циркулярного мышечного слоя, здесь нет.

Собственно внутренний эпителий представлен узкими (диаметром 2—4 мкм) и очень длинными (высотой до 800—850 мкм) клетками. Лишь в области крипт при том же диаметре клеток высота эпителия уменьшается до 200 мкм. Ядра клеток располагаются на разных уровнях, в 9—12 рядов, создавая впечатление многорядности эпителия. Размеры ядер чрезвычайно малы по сравнению с высотой эпителиальных клеток. Ядра овальные, с диаметрами длинных осей порядка 6—8 мкм и коротких осей порядка 3—4 мкм. Таким образом, отношение длинной оси ядра к высоте клетки составляет 1 150.

Ядра, как правило, базофильные, хроматин представлен мелкими глыбками, ядрышки — небольшие. Ядра сгруппированы в виде довольно широкого «ядерного» слоя, толщиной100—120 мкм, занимающего среднюю треть цитоплазмы клеток. Надъядерная зона, равная примерно 160—170 мкм, содержит лишь единичные ядра, принадлежащие, как правило, мигрирующим амебоцитам, либо отмирающим клеткам. Поверхность эпителия имеет хорошо выраженную апикальную каемку, интенсивно окрашивающуюся паральдегид-фуксином (рис. 2, *б*). Эпителий очевидно жгутикового типа — в нем четко определяются базальные тельца. Непосредственно под апикальной каемкой заканчиваются довольно толстые волокнистые пучки соединительной ткани.

В верхних отделах зоба различимы два типа клеток (рис. 2, б); в нижележащих участках эпителий состоит из одного типа клеток. В эпителии верхних отделов зоба постоянно имеются узкие клетки, цитоплазма которых содержит гранулярный секрет (рис. 2, *а, б*). В апикальных участках цитоплазмы эти клетки несколько расширяются, их диаметр увеличивается

до 12 мкм и они приобретают бокаловидную форму. На препаратах, окрашенных гематоксилином-эозином, гранулы секрета базофильны; они слабо окрашиваются с помощью ПАС-реакции, практически не выявляются альциановым синим, но приобретают метахромазию и очень интенсивно красятся толуидиновым синим при pH 2.0 и паральдегид-фуксином (рис. 2, *б*). Проведенный гистохимический анализ позволяет предположить, что секрет имеет мукопротеиновую природу. Мукополисахариды представлены сложной смесью нейтральных и кислых мукоидов. В апикальных участках второго типа клеток выявляется очень небольшое количество альциан-положительного вещества; возможно, эти клетки способны также секретировать слизь. Эпителий нижнего отдела зоба представлен по существу только клетками второго типа.

Как указывалось выше, внутренний эпителий находится в очень тесных взаимоотношениях с соединительнотканными волокнами, которые сопровождают эпителиальные клетки вплоть до апикальных участков; одновременно волокна пронизывают мышечные слои. За внутренним продольным мышечным слоем следует наружный циркулярный слой, где также можно определить поперечные пучки соединительнотканных волокон. Толщина соединительнотканного слоя варьирует от 50 мкм в области крипт до 170 мкм в центральной части ворсинок (рис. 2, *а, б*). Толщина продольного и циркулярного мышечных слоев примерно одинакова и составляет в обоих случаях в среднем по 120 мкм (рис. 2, *а*). Ниже циркулярного мышечного слоя расположен целомический эпителий. В промежутках между узкими базальными концами клеток целомического эпителия лежат нервные клетки с нервными волокнами (рис. 2, *а*).

Целомический эпителий имеет необычное строение; он также образует ворсинкоподобные выросты. Высота эпителия в ворсинках достигает 200 мкм, а в углублениях крипт — 90 мкм.

Ядра в целомическом эпителии локализуются в апикальных отделах цитоплазмы, образуя узкую ядерную зону из двух—трех рядов. На поверхности целомического эпителия имеются жгутики. Цитоплазма клеток обычно сильно вакуолизирована, часто содержит ПАС-положительные гранулы. Ядра целомического эпителия слегка овальные, сильно базофильные; диаметры их равны 7—8 мкм, тогда как в нервных клетках ядра сравнительно мелкие, округлые, диаметром не более 4—5 мкм. Наконец, характерной особенностью стенки зоба является присутствие во всех его слоях большого числа морулоподобных амебоцитов (рис. 2, *а, б*). Очевидно, эти клетки мигрируют со стороны целомического эпителия к просвету зоба — об этом свидетельствует изменение их структуры по мере продвижения в стенке зоба. В составе целомического эпителия морулоподобные амебоциты имеют округлую форму и диаметр порядка 20 мкм; их небольшие (около 4 мкм) базофильные ядра обычно несколько неправильной формы. Цитоплазма заполнена округлыми гранулами (1.5—2 мкм), которые интенсивно окрашиваются паральдегид-фуксином (рис. 2, *а, б*) и неравномерно — альциановым синим; центральная часть их розового цвета, а периферическая зеленоватого.

По мере продвижения к просвету зоба ядро сморщивается, пикнотизируется, часть гранул опустошается. Общее число гранул в клетке уменьшается, цитоплазма несколько набухает, диаметр клеток увеличивается до 30 мкм.

Очевидно, в процессе миграции амебоцитов от целомического эпителия к просвету зоба происходит опустошение гранул и гибель клеток. Характерно, что морулоподобные целомоциты мигрируют именно по соединительнотканным пространствам ворсинки. К стенке зоба подходит мезентериальный гемальный сосуд, также заполненный морулоподобными целомоцитами. Существенно, что стенка гемального сосуда выполнена только целомическим эпителием, который непосредственно переходит в целомический эпителий, покрывающий зоб. Целомоциты, таким образом, попа-

дают в субэпителиальное пространство, ограниченное циркулярным мышечным слоем. Миграция целомоцитов в эпителии, очевидно, может происходить и из целомической жидкости, так как в составе целомического эпителия зоба часто видны морулоподобные клетки.

Наконец, следует отметить отличия в строении целомического эпителия, покрывающего гемальные сосуды и зоб. Высота клеток целомического эпителия гемальных сосудов составляет 15 мкм, т. е. в 10 раз меньше, чем у клеток целомического эпителия зоба. Уменьшаются соответственно (до 4—5 мкм) и размеры ядер.

Вслед за зобом располагается передняя нисходящая петля кишечника. Стенка кишечника состоит из внутреннего выстилающего эпителия, за которым следует гемальное пространство, содержащее свободные амебоциты и соединительнотканные элементы, внутреннего продольного и наружного циркулярного мышечных слоев и целомического эпителия, в котором интегрированы отдельные нервные клетки и волокна (рис. 2, *в*). Общая высота стенки кишечника 450—600 мкм. При этом высота внутреннего эпителия меняется от 350 до 430 мкм.

Внутренний эпителий образует ворсинкоподобные складочки, высота эпителия в углублениях может уменьшаться до 150 мкм. Однако соседние ворсинки очень тесно прилегают друг к другу, так что в целом на апикальной поверхности, ограничивающей просвет, имеются лишь небольшие углубления. Ядра в эпителии располагаются в среднезональных областях клеток в несколько рядов, создавая впечатление многорядности (рис. 2, *в*). Локализация ядер соответствует контурам ворсинки: наиболее плотно и ближе всего к апикальной зоне они размещены в центральной части ворсинок, а в углублениях последних ядра находятся ближе к базальным участкам эпителия (рис. 2, *г*). Ширина ядерной зоны 100—150 мкм. Ядра овальные, их длинные оси достигают 6—8 мкм, а короткие 3—4 мкм. Размеры ядер колеблются незначительно. Хроматин в ядрах распределен равномерно, в виде мелких плотных глыбок, ядрышки небольшие.

Высокие и узкие (2—4 мкм) эпителиальные клетки расположены на очень тонкой базальной мембране, непосредственно граничащей с гемальным пространством (рис. 3, *а*). В базальных участках эпителия и в субъядерной зоне определяется большое число полиморфных и по размерам и по структуре глобул (рис. 2, *в*, 3, *б*). Диаметр их 2—6 мкм. В некоторых случаях в глобулах определяется наружная базофильная мембрана и внутренний эозинофильный матрикс. Чаще глобулы имеют гомогенный эозинофильный матрикс. Как правило, глобулярные структуры располагаются в базальных участках эпителия цепочками. В надъядерных участках размеры глобул обычно уменьшаются. Глобулярные структуры очень слабо окрашиваются с помощью ПАС-реакии, незначительно альциановым синим и метахроматически — толуидиновым синим при pH 7.0 (рис. 3, *б*). На основании морфологических и тинкториальных свойств эти структуры следует отнести к пищеварительным вакуолям, содержащим гетерогенный фагоцитированный материал.

В надъядерных участках количество пищеварительных вакуолей уменьшается, цитоплазма, как правило, эозинофильная, со сложной сетчатой структурой. В этой зоне часто видны ядра, находящиеся в состоянии лизиса или пикноза. Наконец, в апикальных участках эозинофилия цитоплазмы снижается и становится слабо базофильной. Апикальные участки цитоплазмы содержат мукоидные субстанции (рис. 2, *в*, 3, *а*). Эта зона метахроматически окрашивается толуидиновым синим при pH 7.0 (рис. 3, *б*), интенсивно — альциановым синим и с помощью ПАС-реакции; при этом окраска сохраняется после обработки амилазой. Апикальная слизь имеет вид очень мелких гранул. На апикальной поверхности клеток не всегда хорошо выражены щеточная каемка и жгутики. Часто можно видеть отшнуровывание участков апикальной цитоплазмы в просвет кишечника.

Кроме описанных выше, в составе эпителия в небольшом числе присутствуют типичные слизистые клетки, сходные по форме с бокаловидными. В этих клетках слизь определяется в различных участках цитоплазмы — в базальных отделах, в околоядерной зоне и в апикальных участках, где цитоплазма приобретает форму бокала. Гранулы секрета в этих клетках более четкие, имеются светлые вакуоли. Они интенсивнее, чем апикальная слизь, окрашиваются альциановым синим и толуидиновым синим при pH 7.0. Обычно в составе одной ворсинки имеется 2—5 таких клеток.

Итак, в составе эпителия кишечника *Cucumaria frondosa* можно выделить два типа клеток. Один тип клеток — слизистые бокаловидные клетки, сходные по строению со слизистыми клетками морских звезд и морских ежей (см. главы 3—4). Второй тип клеток, составляющий основную массу выстилающего эпителия желудка, имеет сложную природу. В цитоплазме этих клеток определяется большое число пищеварительных вакуолей, в околоядерной зоне и апикальных участках цитоплазмы выявляется гликоген, апикальные участки цитоплазмы заполнены мукоидной субстанцией. На основании наших данных эти клетки следует считать мультифункциональными: в них осуществляются внутриклеточное переваривание, биосинтез запасных веществ и секреции слизи. По их основной функции — внутриклеточному перевариванию — эти клетки названы нами пищеварительными. В составе эпителия пищеварительного тракта голотурий нами не обнаружено каких-либо клеток, способных секретировать зимогенные гранулы.

Как уже указывалось, эпителий расположен на тонкой базальной мембране, ограничивающей гемальное пространство. Толщина базальной мембраны около 1 мкм, она слабо окрашивается альциановым синим, интенсивно — паральдегид-фуксином (рис. 3, *а*). С противоположной стороны гемальное пространство также ограничено базальной мембраной, последняя, однако, здесь значительно толще — до 8 мкм; она очень интенсивно окрашивается альциановым синим и ПАС-положительно (рис. 3, *б*). В гемальных пространствах содержатся единичные клеточные элементы, а жидкость ПАС-положительна. Аналогичным образом красится и содержимое мезентериальных сосудов. Величина гемального пространства варьирует от 20 до 40 мкм. Непосредственно к базальной мембране гемального пространства прилегают мышечные слои — внутренний продольный и наружный циркулярный. Толщина мышечных слоев в кишечнике (рис. 2, *в*) резко уменьшается по сравнению с зобом (рис. 2, *а*). Внутренний продольный слой представлен единичными мышечными волокнами диаметром около 2 мкм, наружный циркулярный — 2—3 кольцевыми волокнами, общая толщина которых равна 5—8 мкм.

Снаружи стенка кишечника покрыта целомическим эпителием, в его базальных отделах имеются единичные нервные клетки (рис. 2, *в*). Целомический эпителий высотой до 40 мкм. Ядра располагаются в один ряд в среднезональных отделах цитоплазмы. Апикальная цитоплазма сильно вакуолизирована, количество ПАС-положительных гранул в ней значительно. В составе целомического эпителия часто определяются мигрирующие амебоциты. Их цитоплазма окрашивается в центральных отделах метахроматически, лишь краевая зона имеет альциан-положительный ободок. Миграции этих клеток в глубжележащие слои мы не наблюдали. В разных участках длинной передней нисходящей петли кишечника голотурии строение слизистой оболочки меняется незначительно. В целом высота внутреннего эпителия в нижележащих отделах несколько снижается — до 300—350 мкм (рис. 2, *г*). Нами также отмечена тенденция к увеличению размеров гемальных пространств (от 20 до 50 мкм) и толщины базальной мембраны.

Строение стенки других отделов кишечника голотурий, средней восходящей и задней восходящей петель очень сходно в общих чертах со стенкой передней петли. Отличия наблюдаются главным образом в строении

внутреннего эпителия. Эпителий образует ворсинкоподобные складочки (рис. 2, *г*), причем ворсинки удлиняются, а межкриптальные пространства между соседними ворсинками расширяются. Высота эпителия 300—350 мкм, в области крипт — 60—80 мкм. В составе эпителия определяются те же два типа клеток — слизистые бокаловидные и пищеварительные. Однако число бокаловидных клеток возрастает.

Строение пищеварительных клеток меняется: в их цитоплазме в значительно меньшем числе встречаются пищеварительные вакуоли, уменьшается содержание апикальной слизи, несколько повышается содержание гликогена, отчетливее выражены щеточная каемка, базальные тельца и жгутики. На апикальной поверхности видно большое число колбообразных выростов со светлым содержимым, отшнуровывающихся в просвет. Очевидно, основной функцией пищеварительных клеток в этих отделах является всасывающая.

Следует отметить также, что только в эпителии дистальных отделов кишечника обнаружены митотически делящиеся клетки; митозы располагаются, как правило, в апикальных участках эпителия.

Гемальные пространства крупные, иногда они достигают 120—150 мкм. Часто увеличивается высота целомического эпителия (до 60—80 мкм), при этом резко возрастают степень вакуолизации цитоплазмы и содержание ПАС-положительных структур. На апикальной поверхности целомического эпителия также отмечены отшнуровывающиеся выросты цитоплазмы.

Строение ректального отдела кишечника, прилегающего непосредственно к клоаке, имеет некоторые особенности. Эпителий образует хорошо выраженные грибовидные выросты, выступающие в просвет кишки (рис. 3, *в, г*). Резко увеличиваются в размерах гемальные пространства, которые глубоко вдаются в центральную часть ворсинок; ширина гемального пространства варьирует от 400 до 550 мкм. Высота внутреннего эпителия при этом уменьшается до 70—80 мкм. Несколько утолщаются мышечные слои и изменяется их расположение, внутренний слой становится циркулярным, а наружный — продольным. В составе внутреннего эпителия сохраняются слизистые, бокаловидные и абсорбирующие клетки. Общее содержание слизистых веществ снижается. Появляется большое количество экскретируемого материала. В гемальных пространствах обнаруживаются единичные морулоподобные клетки.

Таким образом, в строении кишечного эпителия голотурий имеются определенные особенности, отличающие его от кишечных эпителиев других иглокожих. Прежде всего привлекает внимание значительная высота эпителиальных клеток, колеблющаяся в различных отделах пищеварительного тракта от 150 до 900 мкм (у морских звезд и морских ежей, например, высота клеток кишечного эпителия составляет 80—300 мкм). Далее, на всем протяжении пищеварительного тракта апикальные участки клеток содержат слизь. Ярко выражена мультифункциональность клеток. Проведенные нами наблюдения показывают, что основной структурно-функциональной единицей кишечного эпителия является пищеварительная клетка. Функции ее весьма многообразны: внутриклеточное переваривание, биосинтез гликогена, секреция слизи, абсорбция переваренных продуктов. В разных участках пищеварительного тракта те или иные функции пищеварительных клеток могут превалировать. Так, в верхних отделах кишечного тракта в клетках преобладают функции внутриклеточного переваривания и секреции мукопротеинов, в нижележащих отделах доминируют процессы абсорбции, возрастает количество бокаловидных клеток, секретирующих кислые мукополисахариды. Среди представителей иглокожих у голотурий наиболее хорошо развиты ограниченные базальными мембранами гемальные пространства, величина которых равна 20—500 мкм (в области ректума); в них лучше развиты продольные и циркулярные мышечные волокна; наконец, необычным является и целомический эпите-

лий. Обычно плоский или кубический, у голотурий он становится высокоцилиндрическим. Цитоплазма его сильно вакуолизирована, с большим содержанием ПАС-положительных гранул. Очевидно, целомический эпителий играет существенную роль в процессах абсорбции и трансформации питательных веществ, поступающих в пищеварительный тракт.

Для всего пищеварительного тракта голотурий характерно однотипное расположение нервных клеток с их отростками: они локализуются между целомическим эпителием и мышечными волокнами. Наиболее хорошо нервные элементы развиты в стенке зоба, там же самыми мощными являются мышечные слои. Вероятно, нервные клетки ответственны за иннервацию гладкой мускулатуры кишечника и регуляцию деятельности целомического эпителия.

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ЭПИТЕЛИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ГОЛОТУРИИ *CUCUMARIA FRONDOSA*

Тонкое строение внутреннего эпителия, выстилающего пищеварительный тракт голотурии *C. frondosa*, изменяется по ходу кишечного тракта и будет рассмотрено ниже, после описания тканевых структур, лежащих под эпителием и тесно с ним взаимосвязанных, поскольку их строение в целом однотипно, за исключением зоба. Как уже упоминалось при светооптическом описании, за внутренним эпителием следуют гемальное пространство, внутренний продольный и наружный циркулярный мышечные слои, нервное сплетение и целомический эпителий. Разберем последовательно тонкое строение перечисленных слоев.

Эпителий расположен на базальной мембране толщиной до 1 мкм, которая одновременно ограничивает гемальное пространство сверху (рис. 4, *а*). С противоположной стороны гемальное пространство ограничено более тонкой, толщиной 0.2 мкм, базальной мембраной, которая прилежит непосредственно к мышечным клеткам внутреннего продольного слоя, повторяя их контуры (рис. 4, *б*). Эта мембрана, очевидно, относится и к целомическому эпителию, так как тонкие базальные отростки целомических клеток, пронизывая нервный и мышечные слои, также подходят к базальной мембране. Внутри гемальное пространство выполнено пробегающими в разных направлениях тонкими микрофиламентами. Часть их имеет поперечную исчерченность (рис. 4). Среди микрофиламентов прослеживаются отростки амебоцитов.

Интерес представляет жидкостной компонент гемальных пространств. На светооптических препаратах можно проследить, что структура содержимого однотипна в гемальных пстранствах и гемальных мезентериальных сосудах: оно интенсивно окрашивается с помощью ПАС-реакции и устойчиво к действию амилазы; в составе его определяются и кислые мукополисахариды. При просмотре электронограмм в содержимом гемальных пространств различимы простые и исчерченные (возможно, преколлагеновые) фибриллы. Фиш (Fish, 1967б) обнаружил в жидкости гемальных пространств у *Cucumaria elongata* триптофан, аргинин, тирозин, реактивные NH_2-группы и кислые мукополисахариды. Суммируя эти данные и наши результаты, можно сделать вывод о том, что жидкость гемальных пространств богата белками типа плазматических и кислыми мукополисахаридами.

В некоторых участках гемального пространства фибриллы расположены более рыхло; здесь, как правило, располагаются свободные клеточные элементы. В большинстве случаев — это округлые клетки с небольшим плотным ядром. Цитоплазма амебоцитов (рис. 4, *а*) содержит большое количество пузырьков гранулярной эндоплазматической сети, отдельные фагосомы и множество микропузырьков и пиноцитозных вакуолей. Внутренняя выстилка в гемальном пространстве отсутствует, и эти участки, следовательно, нельзя считать истинными кровеносными сосудами.

Ультраструктура гемальных пространств кишечника *C. frondosa* весьма сходна с ультраструктурой дорсального гемального сосуда голотурии *Parastichopus tremulis* (Jensen, 1975); автором также не обнаружено эндотелиальной выстилки внутри гемального сосуда. В то же время у голотурии *Stichopus moebii* (Herreid et al., 1976) описан эндотелий, выстилающий стенку, обращенную к просвету сосуда, т. е. основные стволы циркуляторной системы у *S. moebii* представляют собой не синусы и лакуны, а настоящие кровеносные сосуды. Очевидно, существуют значительные видовые отличия, зависящие от степени развития гемальной системы. Голотурии *S. moebii* свойственна замкнутая циркуляторная система, уникальная для типа иглокожих по степени ее развития и сложности.

Толщина внутреннего продольного мышечного слоя порядка 2—3 мкм, тогда как наружный слой значительно более мощный, толщиной до 10 мкм (рис. 4, *б*). Слои состоят из отдельных мышечных клеток диаметром 2—5 мкм. В цитоплазме миоцитов находятся многочисленные митохондрии (диаметром 0.3 мкм) и единичные пузырьки эндоплазматической сети. Основная часть цитоплазмы заполнена мышечными волокнами из толстых миозиновых нитей (толщиной 200—250 Å) и тонких актиновых нитей. Поперечная исчерченность отсутствует. По-видимому, миозиновые нити имеют небольшую протяженность (0.4—0.5 мкм), отсюда и характерный рисунок цитоплазмы мышечной клетки.

Интересно, что в миозиновых нитях при больших увеличениях различимы глобулярное строение и поперечная исчерченность с периодом около 150 Å. Вероятно, эти фибриллы содержат парамиозин. Впервые у иглокожих парамиозиновая природа толстых нитей соматической и висцеральной мускулатуры показана на примере голотурии *Holothuria tubulosa* (Baccetti, Rosati, 1968a; Rosati, 1968). Ранее в соматической мускулатуре голотурий также были выявлены тонкие и толстые филаменты (Kawaguti, Ikemoto, 1965). Обнаружение парамиозиновой природы мышечных волокон в сравнительно-гистологическом плане весьма интересно. Впервые парамиозиновые волокна были найдены в аддукторах пластинчатожаберных (Bear, 1944; Elliott et al., 1957; Komniz et al., 1957), затем у гастропод (Rosenbluth, 1963), артропод (Baccetti, 1966) и в некоторых других группах (Заварзин, 1976). Во всех этих работах отмечалась способность мышц к длительному тоническому сокращению.

Непосредственно к наружному циркулярному мышечному слою прилежит мощное нервное сплетение (рис. 5, *а*). Нервные клетки имеют многочисленные аксоны. В цитоплазме нервных клеток и их отростках наряду с обычными органоидами большое количество полиморфных агранулярных и гранулярных пузырьков. Наиболее мелкие пузырьки, очевидно синаптические, с диаметром 300 Å и гомогенным содержимым средней электронной плотности. Диаметр электроннопрозрачных агранулярных пузырьков другого типа — 600—1200 Å. Выявлено два типа гранулярных пузырьков (рис. 5, *б*), т. е. пузырьков с электронноплотным «ядром» и светлым ободком по периферии (halo). Одни из гранулярных пузырьков имеют диаметр 600—1200 Å, другие — 1500—2000 Å. Эти пузырьки и по размерам и по морфологии чрезвычайно сходны с нейросекреторными гранулами, типичными для разных типов нейросекреторных клеток позвоночных (Поленов, 1968). Весьма вероятно, что содержимое гранулярных пузырьков имеет полипептидную природу. Аксонные терминали, содержащие синаптические пузырьки и гранулярные пузырьки меньшего диаметра, как правило, контактируют с мышечными клетками наружного слоя. Среди мышечных клеток внутреннего продольного слоя непосредственно у базальной мембраны находятся терминали, содержащие синаптические пузырьки, и терминали с крупными гранулярными пузырьками диаметром 1500—2000 Å (рис. 4, *б*). В некоторых терминалях, прилежащих к цитоплазме мышечных клеток, плазматическая мембрана плохо выражена.

В целом среди мышечных клеток число терминалей невелико, тогда как нервное сплетение, расположенное под целомическим эпителием, занимает очень большой объем — эта область может иметь толщину до 20—30 мкм. Относительная бедность иннервации мышечных слоев отчасти объясняется тем, что мышечные клетки наружного циркулярного слоя могут образовывать узкие выросты, глубоко проникающие в нервное сплетение; при этом контакты мышечных клеток с аксонами нервных клеток очень тесные. Иногда в отростках мышечных клеток располагаются и их ядра. Основная роль этого обширного нервного сплетения, видимо, связана с регуляцией деятельности целомического эпителия.

Вопросы иннервации гладкой мускулатуры и других элементов кишечной стенки голотурий достаточно сложны, и детальный анализ нервных элементов и их функции является задаей специального исследования. Нам хотелось бы обратить внимание на сложность эпителиально-нервно-мышечных взаимодействий у беспозвоночных и на настоятельную необходимость их детального изучения. Очень важным моментом представляется обнаружение в нервном сплетении кишечной стенки голотурий клеток, сходных по строению с нейросекреторными, поскольку сведения о нейросекреторной активности у иглокожих весьма фрагментарны (Fontaine, 1962; Bullock, Horridge, 1965). Сходные взаимоотношения нервных и мышечных элементов описаны в стенке гемальных сосудов *Cucumaria frondosa* (Doyle, 1967); этот автор обнаружил на поверхности мышечных клеток аксонные терминали с круглыми гранулярными пузырьками. Пузырьки концентрируются преимущественно в проксимальных отростках и имеют диаметр 0.2—0.3 мкм. В кишечнике японской голотурии *Stichopus japonicus* (Kawaguti, 1964) также выявлены контакты нервных волокон с мышечными клетками. Вместе с тем в детальном описании ультраструктуры кишечной стенки *Holothuria tubulosa* не упоминается о наличии нервного сплетения (Rosati, 1968). По мнению Фиша (Fish, 1967), изучавшего светооптически кишечный эпителий *Cucumaria elongata,* нервное сплетение под целомическим эпителием отсутствует, а эти участки заняты телами мышечных клеток, содержащими волокна лишь в дистальных отделах. Это утверждение справедливо лишь частично. Действительно, тела мышечных клеток могут располагаться перпендикулярно к пучкам миофибрилл. Однако на электронных микрофотографиях четко видно, что основную часть пространства между целомическим эпителием и мышечными волокнами занимают нервные клетки с многочисленными аксонами (рис. 5, *а*). Отростки нервных клеток достаточно хорошо прослеживаются и на обычных гистологических препаратах.

Целомический эпителий, покрывающий стенку кишечного тракта, по своему строению сильно отличается от целомического эпителия других иглокожих. Как уже указывалось, длинные узкие базальные отростки этих клеток проходят через нервный слой (рис. 5, *а*) и два мышечных, достигая базальной мембраны. Цитоплазма дистальных отростков плотная, гомогенная, практически лишенная органоидов. Отростки целомических клеток сгруппированы по 5—6, образуя своеобразные арки, между которыми располагаются нервные клетки и их аксоны.

По мере прохождения через нервный слой цитоплазма целомических клеток увеличивается в объеме, в ней появляются единичные митохондрии, пузырьки гранулярной эндоплазматической сети. Ядра целомического эпителия очень плотные, овальные, часто неправильной формы. Наиболее характерная особенность цитоплазмы целомических клеток — наличие множества примерно одинакового диаметра (0.2 мкм) пузырьков гранулярной эндоплазматической сети (рис. 5, *г*). Пузырьки тесно прилежат друг к другу, что придает цитоплазме своеобразный сетчатый вид; между пузырьками много свободных рибосом.

В цитоплазме имеется также большее число округлых гранул высокой электронно-оптической плотности, диаметром порядка 1 мкм (рис. 5, *г*),

и фагосом, диаметром 0.5—2 мкм (рис. 5, *г*). Фагосомы содержат чрезвычайно гетерогенный материал — остатки мембран, мелкие пузырьки различного диаметра, фибриллярные структуры. В некоторых случаях видны картины фагоцитоза частиц из межклеточного пространства.

В области комплекса Гольджи формируется большое число микропузырьков, включающихся затем в состав фагосом. Типичным для цитоплазмы является также наличие плотных фибриллярных тяжей диаметром около 1 мкм; иногда фибриллярные структуры кольцом окружают ядро целомической клетки. В составе эпителия присутствуют тела, сходные с пластидами растительных клеток. Возможно, что это организмы-симбионты; вопрос, однако, требует специального исследования. И наконец, очень своеобразны апикальные участки (рис. 5, *в*). В апикальной цитоплазме в центре клетки имеется углубление типа воронки. Мембрана, ограничивающая его, образует длинные нитевидные микроворсинки длиной до 2 мкм. В центре углубления располагается довольно толстый (диаметром 0.2 мкм) жгутик, окруженный нитевидными выростами. Эти участки клеток очень напоминают воротничковые клетки губок.

Очевидно, основная функция целомических клеток — фагоцитирующая. Назначение электронноплотных гранул, их генез остаются неясными. На светооптическом уровне эти гранулы интенсивно окрашиваются с помощью ПАС-реакции и устойчивы к обработке амилазой.

Следует заметить также, что аксоны нервных клеток очень тесно прилегают к цитоплазме целомических клеток на большом протяжении, причем терминали содержат самые разнообразные гранулы. Очевидно, регуляция активности целомических клеток осуществляется нейрогенным путем.

Описанное строение лежащих под внутренним эпителием слоев типично для всего кишечного тракта (исключение составляет стенка зоба, где отсутствуют базальная мембрана внутреннего эпителия и гемальные пространства; специфика строения стенки зоба изложена ниже). Имеются лишь некоторые вариации в размерах структур. Так, толщина мышечного слоя наиболее значительна в стенке зоба, при этом внутренний продольный и наружный циркулярный слои примерно одинаковы (около 120 мкм). В других отделах пищеварительного тракта толщина мышечного слоя снижается на порядок и более. Внутренний продольный слой всегда тоньше (2—3 мкм), а толщина наружного циркулярного слоя в разных отделах колеблется от 5 до 12 мкм. Любопытна перегруппировка мышечных слоев, обнаруженная в ректальном отделе кишки: внутренний, более тонкий слой, становится циркулярным, а наружный, более толстый — продольным. Следует отметить, что по мере приближения к дистальным отделам пищеварительного тракта базальная мембрана, подстилающая внутренний эпителий, утолщается, а объем гемального пространства увеличивается.

Ультраструктура клеток внутреннего эпителия *Cucumaria frondosa* несколько отличается в различных отделах. Весьма своеобразно тонкое строение клеток, выстилающих внутреннюю поверхность зоба. Апикальные поверхности этих клеток несколько уплощены. Латеральные мембраны обеспечивают прочные соединения с соседними элементами с помощью длинных (до 1.5 мкм) септальных контактов (рис. 6, *а*); толщина их составляет около 500 Å, периодичность септ — порядка 100 Å (рис. 6, *а*). В одной десмосоме можно насчитать до 50 поперечных септ. Высота апикальной зоны клеток примерно 2—6 мкм. Ниже цитоплазма подразделяется на несколько длинных узких выростов, разделенных широкими прослойками соединительной ткани, глубоко вдающихся в эпителий (рис. 6, *а*); отростки соединяются затем в базальных отделах. Прослойки соединительной ткани очень близко подходят к апикальным отделам эпителия, прилегая вплотную к септальным контактам.

В эпителии зоба нами впервые выявлены гранулярные клетки. Их основная особенность — наличие крупных (1—2 мкм) округлых гранул, иногда

неправильной формы (рис. 6, *а*). Матрикс этих гранул гомогенный, средней электронной плотности; на их периферии отчетливо видна более плотная каемка, очевидно представляющая собой остаточную мембрану. Гранулы концентрируются в апикальной цитоплазме, однако выхода гранул из клеток мы не наблюдали. Судя по гистохимическим реакциям (гранулы интенсивно окрашиваются паральдегид-фуксином и толуидиновым синим при низких значениях pH), содержимое гранул состоит из сложной смеси мукопротеидов.

На неровной апикальной поверхности гранулярных клеток находятся узкие микровыросты и микроворсинки (рис. 6, *а*). Помимо гранул, в апикальной цитоплазме имеется большое число пиноцитозных пузырьков диаметром 0.1—0.3 мкм, мультивезикулярные тельца и довольно большое число плотных митохондрий диаметром до 0.3 мкм с короткими единичными кристами. Иногда встречаются удлиненные почкующиеся формы митохондрий. В околоядерной области видны крупные электроннопрозрачные вакуоли, окруженные мембраной, единичные пузырьки гранулярной эндоплазматической сети, включения гликогена. В базальных участках цитоплазмы располагаются митохондрии, пузырьки гранулярной эндоплазматической сети, фагосомы и резидуальные тельца, относительно много свободных рибосом. Хорошо развиты пучки микротрубочек в суженных участках цитоплазмы.

В эпителии зоба обнаружены также клетки, лишенные гранул, по своим структурным особенностям напоминающие фагоциты. Их цитоплазма содержит многочисленные мультивезикулярные тельца диаметром 0.5—0.7 мкм (рис. 6, *г*). Мультивезикулярные тельца ограничены одноконтурной мембраной; в них присутствуют пузырьки диаметром 300—500 Å и сгруппированные параллельно друг другу в пачки трубочки длиной 0.15—0.20 мкм того же диаметра, что и пузырьки. Анализ электронных микрофотографий показал, что формирование мультивезикулярных телец происходит в области комплекса Гольджи (рис. 6, *г*). Этот органоид представлен, как правило, 4—5 цистернами с широкими межцистернальными промежутками и массой микропузырьков, аналогичных по размерам и строению пузырькам мультивезикулярных телец. Выяснено, что мультивезикулярные тела формируются путем упаковки микропузырьков Гольджи в вакуоли. Содержимое мультивезикулярных телец часто гетерогенно, с электронноплотными участками, либо электроннопрозрачными вакуолями. Учитывая, что в мультивезикулярных тельцах содержатся гидролитические ферменты, можно предположить их участие во внутриклеточном переваривании.

Ядра фагоцитирующих клеток имеют равномерно распределенный хроматин и небольшие фибриллярные ядрышки. Помимо мультивезикулярных тел, в цитоплазме большое число свободных рибосом, как единичных, так и сгруппированных, весьма многочисленны микротрубочки и крупные электроннопрозрачные пузырьки (диаметром 0.5—0.6 мкм) гранулярной эндоплазматической сети (рис. 6, *б*); митохондрии размером 0.3—0.4 мкм очень редки. В апикальных участках обычно располагается большое число пиноцитозных пузырьков.

Весьма своеобразные взаимоотношения выстилающего эпителия и межклеточной соединительной ткани в стенке зоба голотурий заслуживают специального рассмотрения. Как указывалось выше, широкие (до 2—3 мкм) прослойки межклеточной соединительной ткани глубоко вдаются в эпителий, достигая септированных десмосом. Соединительнотканные прослойки обычно окружают группы в 3—4 клетки. Характерно, что в прослойках соединительной ткани, глубоко вдающихся в апикальные участки эпителиальных клеток, содержатся очень тонкие фибриллы, диаметром около 60 Å, ориентированные в продольном направлении (рис. 6, *а*). В некоторых случаях соединения между плазмалеммой эпителиальных клеток и межклеточным веществом укреплены своеобразными «полудесмосомами», образованными плазматической мембраной эпителиальной клетки

и межклеточным веществом (рис. 6, *а*), что обеспечивает очень тесные взаимосвязи межклеточного вещества и эпителия.

В других участках соединительнотканные прослойки состоят из ориентированных в продольном и поперечном направлениях тонких (200 Å), очевидно, преколлагеновых фибрилл (рис. 6, *б*), с поперечной исчерченностью (периодичность около 300 Å).

Наряду с фибриллярными структурами в прослойках соединительной ткани обнаружены клеточные элементы; чаще всего их можно отнести к морулоподобным амебоцитам. Это округлые клетки с небольшим электронноплотным ядром; их цитоплазма заполнена очень крупными, до 3—4 мкм, гранулами (рис. 6, *в*); последние часто имеют неровные контуры и ограничены мембраной. Более светлое, центрально расположенное «ядро» гранулы состоит из гомогенного материала средней электронной плотности и периферической зоны из отчетливых густо переплетенных фибриллярных структур. Нередко удается проследить явления экзоцитоза и выхода содержимого гранул в межклеточное пространство. Обращает внимание очень тесная связь клеточной мембраны амебоцита с преколлагеновыми фибриллярными структурами соединительной ткани; часто фибриллы располагаются параллельно клеточной мембране морулоподобного амебоцита (рис. 6, *в*).

Таким образом, морфологические картины свидетельствуют о том, что морулоподобные амебоциты могут принимать участие в синтезе преколлагеновых фибрилл, являющихся основной структурной единицей межклеточных прослоек. Эти данные объясняют и светооптические наблюдения об уменьшении числа гранул и их опустошении в морулоподобных клетках по мере приближения к апикальным участкам эпителия. Как показали светооптические исследования, наибольшее число морулоподобных амебоцитов сосредоточено именно в эпителии зоба; в составе эпителия желудка и кишечника эти клетки определяются крайне редко. Гистохимическими исследованиями установлено, что в центральной части гранулы присутствует вещество белковой природы, а в периферической — кислые мукополисахариды. Указанное обстоятельство также подтверждает возможность использования содержимого гранул для синтеза преколлагеновых фибрилл.

Кроме того, следует отметить, что характер фибриллярных структур в прослойках соединительной ткани практически идентичен веществу, находящемуся в гемальных пространствах нижележащих отделов пищеварительного тракта. В зобе гемальные пространства отсутствуют. Поскольку гемальные синусы соединены с гемальными мезентериальными сосудами, в полости которых всегда определяется большое число морулоподобных амебоцитов, генез фибрилл в гемальных синусах кишечного тракта может быть сходным с генезом фибрилл в межклеточных прослойках зоба.

Весьма существенно, что дифференцировка морулоподобных клеток — формирование и созревание гранул — осуществляется за пределами кишечного тракта. В стенке пищеварительного тракта содержатся только зрелые клетки с единичными органоидами.

Ранее предполагалось (Hetzel, 1965), что морулоподобные амебоциты способны к активному транспорту питательных веществ из пищеварительного тракта к другим органам. Наши данные не подтверждают этой точки зрения ввиду целого ряда обстоятельств: преимущественной локализации морулоподобных клеток в стенке зоба, где процессы абсорбции менее выражены по сравнению с нижележащими отделами; наличия только зрелых амебоцитов с уже сформированными гранулами и отсутствия в амебоцитах явлений пиноцитоза; уменьшения числа гранул, опустошения их и даже гибели клеток в апикальных отделах эпителия, где обычно наиболее выражены процессы всасывания; выхода содержимого гранул в межклеточное пространство с возможной трансформацией субстрата гранулы в преколлагеновые фибриллы.

Таким образом, эпителий зоба имеет ряд особенностей отличающих его от эпителиев кишечного типа. Сходное строение выстилающего эпителия описано в глотке *Holothuria tubulosa* (Rösati, 1968). В апикальных отделах глотки этой голотурии клетки также соединяются септированными десмосомами, а их тело вдается в коллагеновый слой. Одновременно были обнаружены фибриллы с периодом в 640 Å, подобные коллагену млекопитающих. В глотке *H. tubulosa* базальная мембрана также отсутствует.

В целом интерпретация функции весьма специализированного органа — зоба, который как анатомическое образование описан преимущественно у видов, относящихся к отряду *Dendrochirota*, еще весьма сложна. Очевидно, сильное развитие мышечного и соединительнотканного слоев способствует активному перемешиванию и дальнейшему продвижению пищи. Структура органа обеспечивает возможность сильного растяжения эпителия, хотя в целом стенка зоба остается ригидной. Учитывая наличие двух сужений — верхнего и нижнего, можно предположить, что в зобе пища задерживается, прежде чем поступает в нижележащие отделы пищеварительного тракта. Вероятно, именно здесь происходит предварительная обработка пищи с распадом ее на более мелкие частицы. Субстратом, способствующим полостному гидролизу пищи, может быть секрет гранулярных клеток зоба, богатый белком и кислыми мукополисахаридами. Окончательные выводы, однако, можно будет сделать после проведения специальных физиологических исследований по фракционному определению состава ферментов полостной жидкости и тканей зоба.

Электронно-микроскопическое исследование внутреннего эпителия передней, средней и задней петель кишечника выявило значительное сходство строения клеток на всем протяжении пищеварительного тракта. По существу можно выделить два типа клеток: одноклеточные слизистые железы, количество которых увеличивается в нижних отделах кишечника, и тип клеток, названный нами пищеварительными. Последние — чрезвычайно сложные мультифункциональные клетки. Их структура указывает на способность к секреции слизи, внутриклеточному перевариванию, биосинтезу запасных веществ (липидов и гликогена), абсорбции, синтезу гидролитических ферментов.

Функциональная нагрузка на клетки неодинакова в различных отделах пищеварительного тракта, что и создает определенную гетерогенность их строения. Так, в начальных отделах передней нисходящей петли кишечника преобладают процессы внутриклеточного переваривания и биосинтеза слизи. В средних отделах доминируют процессы биосинтеза липидов и гликогена, в дистальных участках — процессы абсорбции. Очевидно, прежде всего целесообразно охарактеризовать обобщенную структуру пищеварительной клетки, выделив ее наиболее важные особенности.

Пищеварительные клетки своими узкими основаниями прилежат к базальной мембране и отличаются необычной высотой. В среднем высота эпителиальной клетки составляет 350 мкм при диаметре 2—4 мкм. Такое строение очень затрудняет анализ тонкой структуры, так как практически невозможно проследить одну и ту же клетку на всем ее протяжении. Для этих высоких клеток чрезвычайно характерна выраженная полярная дифференцировка. В одной клетке можно четко выявить несколько зон, отличающихся как по структуре, так и по функции.

П о в е р х н о с т ь к л е т к и. Апикальная мембрана образует многочисленные выросты типа микроворсинок длиной 0.3—0.7 мкм и диаметром 0.13—0.15 мкм, анастомозирующие между собой (рис. 7, *a*). В криптах микроворсинки развиты лучше, изогнуты по длине, имеют сложную форму. Межклеточные соединения развиты слабо, в апикальной области клетки отделены друг от друга длинной (до 1 мкм) щелью шириной до 0.1 мкм; боковые клеточные мембраны соседних клеток при этом сильно уплотнены (рис. 7, *a*). Межклеточные пространства во многих участках расширены

до 1 мкм, в них часто содержатся хлопьевидные субстанции типа мукоидов, многочисленны полиморфные пиноцитозные пузырьки и микропузырьки (рис. 7, *а, в*). В целом боковые межклеточные мембраны очень активны и формируют многочисленные впячивания и выпячивания с образованием эндоцитозных и экзоцитозных пузырьков. В некоторых случаях в апикальных участках цитоплазмы боковые межклеточные мембраны плохо различимы, так что прилежащие участки цитоплазмы смежных клеток сливаются. В базальных участках клеточные мембраны, прилегающие к базальной мембране, как правило, ровные.

Апикальная область. Высота апикальных областей клеток меняется от 15 до 40 мкм. Наиболее характерная особенность этих участков цитоплазмы — наличие крупных, величиной до 3—4 мкм, полостей, сложной многоотростчатой формы, содержащих хлопьевидный материал из переплетения тонкофибриллярных структур (рис. 7, *б*). Гистохимический анализ позволил выявить в апикальных участках цитоплазмы преимущественно кислые мукополисахариды, небольшое количество нейтральных мукополисахаридов и гликоген. Таким образом, здесь присутствует мукоидный секрет.

Островки цитоплазмы между мукоидными полостями сильно уплотнены, в них имеется большое число мелких плотных митохондрий (диаметром 0.3 мкм), частицы гликогена, свободные рибосомы и многочисленные полиморфные микропузырьки (рис. 7, *б*) и вакуоли. Диаметр микропиноцитозных пузырьков 30—150 нм. Часть из них — простые образования, содержащие материал средней электронной плотности; другие пузырьки сложные, имеющие внутри еще 1 или 2 пузырька. В этих же участках встречаются также очень мелкие трубочки агранулярной эндоплазматической сети.

Мукоидные полости иногда ограничены мембраной, но во многих участках она разрушается, при этом на границе, отделяющей секрет от основной цитоплазмы, как правило, располагаются микропузырьки (рис. 7, *б*); в цитоплазме же остаются обрывки мембран. В некоторых случаях удается проследить выход слизи в просвет кишечника; апикальная мембрана при этом разрывается и слизь непосредственно выходит в просвет. Очевидно, выявленный тип секреции близок к апокриновой, так как повреждаются только апикальные области клеток.

Количество мукоидного секрета в апикальной цитоплазме значительно варьирует. Иногда апикальные участки почти полностью заполнены слизью, а микроворсинки практически отсутствуют; в других случаях в цитоплазме присутствуют лишь небольшие пузырьки слизи, преобладающим компонентом становятся пиноцитозные пузырьки (рис. 7, *а*), микроворсинки хорошо развиты. Абсорбирующие клетки с разветвленными микроворсинками и содержащие в апикальных участках слизь также описаны в среднем отделе кишечника *Stichopus japonicus* (Kawaguti, 1964).

Субапикальная область. В этой зоне сохраняются лишь единичные ограниченные мембраной гранулы муцина. Вдоль боковых клеточных мембран, как правило, тянутся узкие длинные цистерны гранулярной эндоплазматической сети (рис. 7, *в*). В цитоплазме возрастает содержание гликогена, много свободных рибосом. Появляются небольшие (диаметром около 1 мкм) резидуальные тельца типа миелиновых фигур. Иногда можно наблюдать картины слияния резидуальных телец со слизистыми вакуолями, при этом, вероятно, происходит слизистое перерождение резидуальных телец и последующее выделение их в просвет вместе с апикальной слизью.

Именно для субапикальной области наиболее характерны явления экзоцитоза и эндоцитоза боковых межклеточных мембран (рис. 7, *в*). Прилежащие участки цитоплазмы насыщены пиноцитозными пузырьками разного калибра и плотности, часто выстраивающимися в один ряд вдоль клеточной мембраны. В субапикальной области некоторых клеток опре-

деляются плотные осмиофильные гранулы диаметром 0.6—0.7 мкм (рис. 7, *а*), природа которых остается пока неясной.

Надъядерная область. Строение надъядерной области весьма сложно, наибольшее развитие в ней получают два органоида — эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Функционирование их взаимосвязано. Комплекс Гольджи состоит из 3—4 цистерн, нескольких вакуолей и множества микропузырьков; в одной клетке, как правило, находятся 3—6 комплексов Гольджи (рис. 8, *а, б*).

Наиболее развитый компонент комплекса Гольджи — микропузырьки. Характерно, что многие пузырьки комплекса Гольджи относятся к разряду так называемых «окаймленных» (coated) пузырьков (рис. 8, *а, б*). Диаметр пузырьков 50—100 нм, в мелких пузырьках содержимое имеет электронноплотный матрикс. Согласно современным представлениям (НевоQротин, 1977), окаймленные пузырьки содержат лизосомальные гидролазы и могут быть причислены к разряду первичных лизосом. Полагают, что одной из функций окаймленных пузырьков является транспорт лизосомальных энзимов из комплекса Гольджи к гетеро- и аутофагическим вакуолям и мультивезикулярным тельцам, что приводит к энзимному перевариванию содержимого фагосом и их последующему превращению во вторичные лизосомы.

Учитывая наличие большого числа пищеварительных вакуолей в клетках кишечного эпителия голотурий, формирование окаймленных пузырьков в области комплекса Гольджи вполне объяснимо. В околоядерной области часто определяются фагосомы, содержащие микропузырьки, сходные по структуре с микропузырьками комплекса Гольджи.

С другой стороны, микропузырьки часто группируются вокруг слизистых вакуолей, возможно способствуя слизистому перерождению части цитоплазмы. Формирование слизи происходит в области комплекса Гольджи, в его вакуолях (рис. 8, *а*). Первоначально слизистые пузырьки имеют небольшие размеры (диаметром 0.3—0.4 мкм), светлый хлопьевидный матрикс и ограничены мембраной. Дальнейшая трансформация слизистых пузырьков происходит уже за пределами комплекса Гольджи и заключается в их слиянии, распаде окружающей пузырьки мембраны, концентрации на границе с основной цитоплазмой большого числа микропузырьков и дальнейшем расширении слизистых полостей.

Вблизи комплекса Гольджи в надъядерной области, как правило, располагаются концентрические сгущения цистерн гранулярной эндоплазматической сети, часто цистерны окружены 2—3 митохондриями. От цистерн эндоплазматической сети отщепляются пузырьки диаметром 0.1—0.2 мкм, мигрирующие в близлежащую цитоплазму. Во многих пузырьках и цистернах гранулярной эндоплазматической сети, особенно локализированных в непосредственной близости от комплекса Гольджи, в матриксе содержится большое число гранул, сходных с рибосомами. В части таких гранулярных пузырьков наружные рибосомы теряются и остаются только внутри (рис. 8, *б*). В ряде случаев отмечены картины слияния пузырьков, содержащих рибосомоподобные гранулы, с мелкими слизистыми вакуолями. Не исключено, следовательно, и участие эндоплазматической сети в биосинтезе и секреции слизистых компонентов. В области комплекса Гольджи можно видеть также образование крупных мультивезикулярных телец, сливающихся затем с фагосомами.

Наконец, в надъядерной области вблизи цистерн гранулярной эндоплазматической сети происходит образование мелких (диаметром 0.2 мкм) осмиофильных лизосомоподобных телец (рис. 8, *д*) с гранулярным матриксом, которые очень напоминают уплотненные пузырьки гранулярной эндоплазматической сети, содержащие внутри плотно упакованные рибосомоподобные гранулы. Нередко видно, что наряду с микропузырьками эти тельца включаются в состав фагосом и, очевидно, принимают участие в гидролитических процессах.

Таким образом, в надъядерной зоне пищеварительных клеток кишечника голотурии многие стороны деятельности комплекса Гольджи и эндоплазматической сети не только тесно взаимосвязаны, но и в известной степени конкурентны. Оба органоида участвуют в синтезе гидролитических ферментов, поступающих затем в пищеварительные вакуоли, и в секреции слизи.

Ядро. Ядра часто имеют неправильную форму. Хроматин упакован довольно плотно. Небольшое количество гетерохроматина прилежит к внутренней ядерной мембране. Интересно, что вокруг ядрышек не наблюдается концентрации гетерохроматина; в ядрышках преобладает гранулярный компонент. Наружная ядерная мембрана, как правило, ровная, она идет почти параллельно внутренней ядерной мембране, однако образует отдельные выросты, от которых отшнуровываются пузырьки гранулярной эндоплазматической сети. Количество пор в ядерной мембране относительно невелико. Характерно, что рибосомы на наружной ядерной мембране расположены почти вплотную друг к другу. Аналогичным образом рибосомы окаймляют и пузырьки, отшнуровывающиеся от ядерной мембраны, тогда как на мембранах цистерн гранулярной эндоплазматической сети рибосомы лежат более редко.

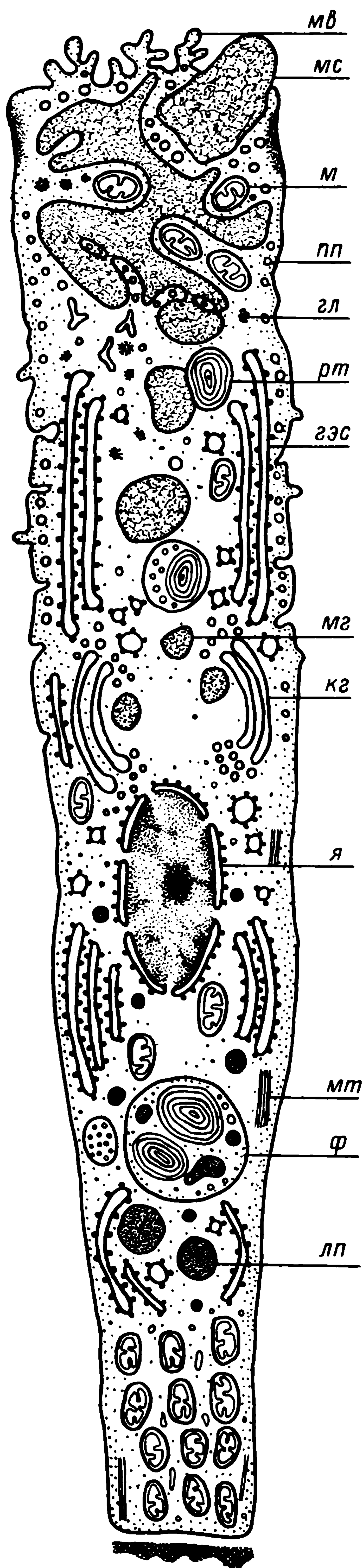
Базальные участки клеток. В областях цитоплазмы, непосредственно прилежащих к ядрам, содержатся пузырьки гранулярной эндоплазматической сети, свободные рибосомы, единичные митохондрии, мелкие лизосомоподобные тельца и фагосомы, находящиеся на различных стадиях переваривания. Наиболее крупные пищеварительные вакуоли диаметром до 3—4 мкм видны в межклеточных пространствах. В этих вакуолях еще сохраняются цитоплазматические структуры — цистерны гранулярной эндоплазматической сети, свободные рибосомы и гранулы гликогена (рис. 8, *в*). Часть подобных же пищеварительных вакуолей лежит внутриклеточно. В одной фагосоме обычно находится несколько таких фигур. В ходе дальнейшей трансформации в пищеварительные вакуоли включаются лизосомоподобные тельца и крупные мультивезикулярные тела. При этом гликоген и рибосомы перевариваются очень быстро, остаются лишь сложные миелиноподобные тельца (рис. 8, *г*). В надъядерной зоне в фагосомы включается большое число микропузырьков, в том числе окаймленных. После этого переваривается большая часть мембран и другой гетерогенный по структуре материал, а фагосомы в конце концов превращаются в резидуальные тельца, размеры которых сокращаются до 0.5—0.8 мкм (диаметр пищеварительной вакуоли 3—4 мкм). Резидуальные тельца при участии микропузырьков сливаются со слизистыми вакуолями и затем вместе с апикальной слизью выделяются в просвет кишечника.

В нижележащих участках цитоплазмы, как правило, концентрируются цистерны гранулярной эндоплазматической сети, мелкие осмиофильные тельца диаметром 0.2 мкм и плотные осмиофильные гранулы диаметром 0.7—0.8 мкм. Вероятно, в этой области происходит биосинтез липидов.

Участки клеток, прилежащие к базальной мембране, почти полностью заполнены митохондриями (рис. 8, *ж*). Расположенные в несколько рядов митохондрии — мелкие, диаметром 0.1—0.2 мкм, с небольшим числом плохо развитых крист. Локализация митохондрий в базальных участках, вероятно, связана с обеспечением энергией транспорта веществ в гемальные пространства. В различных участках базальной цитоплазмы встречаются единичные микротрубочки.

Итак, основной особенностью пищеварительной клетки является ее мультифункциональность. В одной и той же клетке осуществляются процессы внутриклеточного переваривания, биосинтеза мукоидов, транспорта метаболитов, биосинтеза липидов и гликогена. Следует обратить внимание на резко выраженную полярную дифференцировку и пространственное

Рис. 9. *Cucumaria frondosa*. Схематическое изображение пищеварительной клетки кишечника.



разобщение (компартментализацию) специфических синтезов в клетке. Явления компартментализации специфических синтезов были описаны в дифференцирующихся клетках культуры хондробластов (Христолюбова, 1977). По мнению Н. Б. Христолюбовой, это явление универсально: пространственное разобщение синтезов обусловливает возможность их одновременного осуществления в клетке. В клетках кишечного эпителия голотурий явления пространственного разобщения групп органоидов, направленные на выполнение тех или иных функций, выражены очень четко. Этому способствует и необычная высота клетки (более 300 мкм) — в узкой и высокой клетке подразделение ее компонентов легко осуществимо. В конечном итоге полярная дифференцировка клетки по ее длинной оси, вероятно, как раз направлена на обеспечение множественности функций.

Выше описано строение типичной пищеварительной клетки кишечного тракта голотурий. Основные особенности ее суммированы на схеме (рис. 9). Структура отдельных клеток в различных участках кишечного тракта, конечно, может существенно меняться. Деятельность соседних пищеварительных клеток в извѐстной степени асинхронна, так как соотношение различных типов биосинтеза и интенсивность транспорта в разных клетках отличаются. Это обуславливается в какой-то мере и случайными моментами — количество фагоцитированного клетками материала может быть неодинаковым. Это обстоятельство в свою очередь предопределяет и функционирование органоидов, ответственных за биосинтез гидролитических ферментов (образование лизосом и микропузырьков), и т. д.

Гетерогенность строения пищеварительных клеток связана не только с уровнем их функциональной нагрузки, но и с естественным старением и гибелью и соответственно с обновлением популяции. Нами крайне редко обнаруживались митозы в эпителии верхних отделов кишечного тракта, тогда как в эпителии дистальных отделов кишечника они встречались довольно часто. Как и у других иглокожих, митозы локализуются в апикальной зоне эпителия.

Почти во всех отделах пищеварительного тракта в апикальных участках эпителия встречаются и гибнущие клетки с пикнотическими яд-

рами. При просмотре ультратонких срезов эпителия первой петли кишечника обнаружено много так называемых «темных» клеток (рис. 8, *е*) Структура этих клеток мало отличается от типичных пищеварительных, однако цитоплазма их сильно уплотнена, содержит большое число свободных рибосом. Характерно значительное содержание в «темных» клетках узких, расположенных параллельными рядами цистерн гранулярной эндоплазматической сети (рис. 8, *е*). Ядра имеют неправильную форму. Эти «темные» клетки, очевидно, находятся в неактивном состоянии, представляя собой пул резервных клеток, включающихся в активную деятельность при возрастании функциональной нагрузки на орган. Наличие такого пула резервных клеток особенно существенно в связи с тем, что вопрос о специальных камбиальных элементах в кишечнике голотурий пока остается невыясненным. Нужно отметить, что процессы обновления в пищеварительном тракте голотурий, так же как и у других иглокожих, изучены очень слабо. Н. Б. Марушкина (1975), Н. Б. Марушкина и Н. Д. Грачева (1976) исследовали пролиферативную активность эпителия пищевода голотурии *Stichopus japonicus* с применением авторадиографии. Они показали, что обособленной зоны размножения в пищеводе голотурии нет, а источником пополнения клеточной популяции могут быть «мелкие» клетки. По предложенной классификации в эпителии пищевода *S. japonicus* в зависимости от размеров ядер выделены мелкие, средние и гигантские клетки. У исследованной нами голотурии *Cucumaria frondosa* во всех отделах пищеварительного тракта размеры ядер существенно не менялись, однако в эпителии дистальных отделов кишечника обнаружены клетки, которые можно отнести к разряду малодифференцированных. Они содержат небольшое число органоидов, много свободных рибосом и очень крупные ядрышки. Разумеется, для окончательного выяснения вопроса необходимы дальнейшие исследования кинетики клеточной популяции в пищеварительном тракте голотурий.

Наличие малодифференцированных и резервных «темных» клеток также приводит к значительной гетерогенности структуры популяции пищеварительных клеток. Следует, наконец, отметить изменение строения эпителия по ходу пищеварительного тракта. В проксимальных участках кишечной трубки в клетках преобладают функции внутриклеточного переваривания и образования апикальной слизи, в более дистальных участках начинают доминировать процессы абсорбции переваренных продуктов, увеличивается число микроворсинок и митохондрий, снижается содержание апикальной слизи и фагосом.

Полученные с применением световой и электронной микроскопии данные показывают, что в проксимальном и дистальном отделах кишечного тракта голотурий (за исключением зоба) эпителий предствлен лишь двумя типами клеток: одноклеточные слизистые железы и мультифункциональные пищеварительные клетки, осуществляющие весь комплекс переваривания и транспорта метаболитов. В светооптическом исследовании (Farmanfarmaian, 1969a) приводится одна электронная микрофотография для демонстрации наличия микроворсинок на апикальной поверхности эпителиальных клеток кишечника; структура клеток не описана, однако на фотографии видно, что эпителий состоит из двух типов слизистых клеток. В цитоплазме одних клеток содержатся электронноплотные гранулы, в других же — полости с рыхлым хлопьевидным материалом мукоидной природы. Аналогичный мукоидный секрет отмечен и в клетках кишечника голотурии *Stichopus japonicus* (Kawaguti, 1964), а также у *Holothuria tubulosa* (Rosati, 1968). Варьирование строения эпителия по ходу пищеварительного тракта зависит от соотношения числа железистых и пищеварительных клеток, а также от доминирования той или иной функции в пищеварительных клетках. В проксимальных отделах пищеварительного тракта преобладают функции внутриклеточного переваривания и биосинтеза мукоидов, в дистальных — процессы всасывания, транспорта

метаболитов, экскреции непереваренных продуктов. Функции биосинтеза липидов и гликогена примерно в равной степени осуществляются во всех отделах пищеварительного тракта.

В составе эпителия пищеварительного тракта голотурий нам не удалось обнаружить клеток типа зимогенных, способных секретировать полостные пищеварительные ферменты. Выявленные при электронной микроскопии в отдельных пищеварительных клетках электронноплотные гранулы, диаметром 0.6—0.7 мкм, по морфологическим критериям не похожи на зимогенные — вероятно, они являются липидами. Между тем физиологические данные свидетельствуют о том, что как в тканевых экстрактах, так и в полостной жидкости имеется ряд ферментов, способных гидролизовать белки, жиры и углеводы. Проведенный анализ структуры клеток приводит к гипотезе, согласно которой ферменты, содержащиеся в тканевых экстрактах, сосредоточены в лизосомоподобных структурах, многочисленных микропузырьках и «окаймленных» пузырьках, отщепляющихся от комплекса Гольджи, в крупных мультивезикулярных телах и, наконец, в самих пищеварительных вакуолях. Что касается полостной жидкости, единственным источником ферментов в ней может быть апикальная слизь, которая действительно выделяется в просвет. При этой концепции становится понятной и целесообразность биосинтеза слизи и ее обилие в кишечнике: по существу вся поверхность кишечного эпителия содержит слизь. Морфологические картины свидетельствуют о том, что слизь может содержать ферменты — ее биосинтез осуществляется при тесном контакте заполненных рибосомоподобными гранулами пузырьков гранулярной эндоплазматической сети и вакуолей Гольджи. Часто удается наблюдать картины слияния слизистых гранул с остаточными пищеварительными вакуолями; наконец, очень существенным обстоятельством является концентрация микропузырьков и окаймленных пузырьков вдоль границы слизистых полостей. Кроме того, на светооптическом уровне показана разница в гистохимической окраске слизи, находящейся в составе типичных бокаловидных слизистых клеток и апикальной слизи пищеварительных клеток. Разумеется, наша гипотеза основана лишь на анализе морфологических данных. С другой стороны, и ординарные физиологические исследования вряд ли могут решить вопрос об источнике полостных ферментов, так как невозможно выделить «чистую» слизь пищеварительных клеток; целесообразно проведение работы с использованием метода авторадиографии на световом и электронномикроскопическом уровнях.

Много неясного остается и в вопросах транспорта питательных веществ от пищеварительного эпителия к другим тканям и органам. Морфологические картины свидетельствуют о том, что кишечный эпителий голотурий нельзя рассматривать как пассивную структуру, не участвующую в переносе метаболитов, как это предполагалось в ранних работах (Enriques, 1902; Oomen, 1926a, 1926b; Schreiber, 1930, и др.). Действительно, хорошо развитые микроворсинки, наличие множества микропиноцитозных пузырьков и вакуолей в межклеточных пространствах и в цитоплазме эпителия, концентрация митохондрий в базальных участках эпителия — все эти особенности клеток позволяют отнести кишечный эпителий голотурий к типичному транспортному эпителию (Berridge, Oschman, 1972). Нельзя, однако, исключить возможность частичного переноса питательных веществ амебоцитами. На электронных микрофотографиях мы неоднократно наблюдали в межклеточных пространствах кишечного эпителия свободные амебоидные клетки типа гранулоцитов. Это округлые клетки (диаметром 7 мкм) с небольшими псевдоподиями. Их сравнительно крупные, диаметром около 4 мкм, ядра содержат небольшие фибриллярные ядрышки, окруженные гетерохроматином. В цитоплазме амебоцитов имеются единичные плотные гранулы диаметром 0.6—0.7 мкм, мелкие митохондрии, отдельные фагосомы, узкие фрагментированные цистерны гранулярной эндоплазматической сети и многочисленные мультивезикулярные тельца, содержащие

массу пиноцитозных пузырьков. Большое число микропиноцитозных пузырьков концентрируется вдоль плазматической мембраны амебоцита; легко проследить картины эндоцитоза этих пузырьков из межклеточных пространств. Аналогичные амебоциты видны и в гемальных пространствах, откуда по мезентериальным гемальным сосудам они могут перемещаться к другим тканям.

Очевидно, немаловажную роль в транспорте метаболитов играет целомический эпителий. Строение целомического эпителия голотурий очень сложно и отличается от целомических эпителиев других иглокожих. В цитоплазме целомического эпителия определяется большое число ауто- и гетерофагосом и синтезируются крупные осмиофильные гранулы; хорошо развит и синтетический аппарат клетки — эндоплазматическая сеть. Возможно, гранулы представляют собой сложные липиды типа гликолипидов, так как они осмиофильны и устойчивы к действию амилазы при проведении ПАС-реакции. Исследование роли целомических клеток у иглокожих представляет самостоятельный интерес — имеющиеся в литературе данные весьма противоречивы (Endean, 1966). Неоднократно амебоциты рассматривали как источник пищеварительных ферментов (Oomen, 1926а, 1926б; Schreiber, 1930, и др.); эти данные, однако, на нашем материале пока не подтверждены. В сравнительногистологическом плане большой интерес представляет изучение строения и функции зоба. Как таковой этот орган обнаружен среди иглокожих только у голотурий. В строении эпителия зоба выявлено много особенностей, отличающих его от эпителия кишечного типа других отделов пищеварительного тракта. Так, базальная мембрана отсутствует, а эпителий подстилается толстыми соединительнотканными прослойками в виде сосочков, глубоко инвагинирующих цитоплазму эпителиальных клеток; эпителиальные клетки в апикальных отделах имеют очень прочные соединения типа септальных контактов; в цитоплазме внутриклеточно лежат толстые филаментозные пучки, напоминающие тонофибриллы.

Подобное строение имеет эпителий глотки *Holothuria tubulosa* (Rosati, 1968). Помимо пищеварительного тракта, септальные контакты описаны также в полиевом пузыре (Baccetti, Rosati, 1968б) и в респираторном дереве (Doyle, MacNiel, 1963) голотурий. Структура внутреннего эпителия зоба у *Cucumaria frondosa* и эпителия глотки у *H. tubulosa* (Rosati, 1968) очень сходна с эпителием покровов голотурий (Kawaguti, 1966). По-видимому, эпителий зоба можно отнести к эпителию кожного типа.

Важной особенностью стенки зоба является сильно развитая мускулатура и обширные разрастания соединительной ткани под эпителием, что и определяет широкие возможности изменения объема зоба. Очевидно, в зобе может происходить накопление и интенсивная механическая обработка пищевых веществ. Не исключено, что здесь осуществляются и начальные этапы полостного переваривания. В составе эпителия выявлены гранулярные клетки, содержащие сложную смесь мукопротеидов. Физиологическими исследованиями, проведенными на *Cucumaria elongata* (Fish, 1967б), строение пищеварительного тракта которой в общем сходно с изученной нами *C. frondosa,* в тканевых экстрактах стенки зоба выявлены инвертаза, мальтаза.

В экологическом плане представляет интерес выяснение возможности распространения предложенной интерпретации функционирования пищеварительной системы голотурии *C. frondosa* на голотурий с другими способами питания (например, заглатывающих грунт) и обитания (планктонные и глубоководные формы). К сожалению, в настоящее время сделать это невозможно, так как в литературе данные о строении пищеварительного тракта голотурий вообще немногочисленны и даже отсутствуют для представителей таких крупных таксономических единиц, как отряд.

Глава 3

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКИХ ЗВЕЗД (ASTEROIDEA)

АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ТКАНЕВЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

Макроскопическая анатомия и частично тканевое строение пищеварительной системы морских звезд описаны в ряде фундаментальных руководств и в оригинальных работах (Hamann, 1885; Cuénot, 1887, 1948; Ludwig, 1889; Hayashi, 1935a, 1935b; Иванов и др., 1946; Догель, 1947; Федотов, 1951, 1966; Ливанов, 1955; Hyman, 1955; Anderson, 1966; Bouillon, Jangoux, 1970; Jangoux, Perpéet, 1972a, 1972b; Филимонова, Токин, 1973, 1974).

Пищеварительный тракт морских звезд прямой и очень короткий. В центре перистомиальной мембраны располагается ротовое отверстие, снабженное мышечным сфинктером. От ротового отверстия отходит очень короткий пищевод, переходящий в желудок, разделенный сужением на два отдела. Кардиальный желудок соответствует выворачивающейся части органа и подразделяется на три части: дно, или оральная часть, пять радиальных карманов и аборальная стенка. От пилорического желудка ответвляется пять пар пищеварительных желез или слепых пилорических выростов, расположенных в лучах. С аборальной стороны от центра пилорического желудка отходит очень короткий кишечник, в который впадают трубочки железистого вида — ректальные слепые выросты. Затем следует едва различимая прямая кишка, заканчивающаяся микроскопическим анусом в эксцентричном положении на аборальной стенке диска.

Неподвижность ротового скелета морских звезд компенсируется сильным развитием пищеварительных желез желудка и способностью последнего выворачиваться наружу под давлением жидкости полости тела, в результате чего добыча обволакивается желудком.

Анатомические вариации в строении пищеварительного тракта у различных видов морских звезд значительны. Подробный анализ этих вариаций для 10 видов морских звезд, относящихся к 3 отрядам и 6 семействам, проведен в специальном исследовании (Jangoux, Van Impe, 1971). Отметим здесь лишь наиболее характерные особенности. Так, в сем. Luidiidae пищеварительный тракт сильно упрощен: имеется лишь один желудочный мешок и пилорические выросты; кишечника, ректальных слепых выростов и ануса нет. В сем. Astropectinidae кишечника и ануса также нет, но ректальные выросты имеются; морфология других органов сходна с классическим описанием пищеварительного тракта звезд сем. Asteriidae. У трех видов звезд одного сем. Asteriidae (*Coscinasterias tenuispina, Marthasterias glacialis, Asterias rubens*) отличается лишь анатомия слепых ректальных выростов. У многолучевых звезд сем. Solasteriidae соответственно увеличивается и число пилорических слепых выростов.

Особенностью звезд сем. Asterinidae (Hayashi, 1935a, 1935b; Anderson, 1959) является развитие на нижней поверхности пилорических выростов особых органов — карманов Тидемана; пилорические протоки, пересекая наружную поверхность желудка, впадают непосредственно в основание

кишки; ректальные слепые выросты представлены пятью длинными тонкими трубками.

У звезд сем. Echinasteridae значительно сокращен объем желудка и прекрасно развиты карманы Тидемана (Anderson, 1960). У трех видов морских звезд: *Asterina gibbosa, Echinaster sepositus* и *Henricia sanguinolenta* аборальная часть пищеварительного тракта описана как верхний желудочный комплекс (Jangoux, Van Impe, 1971).

Анатомические вариации находят отражение и в особенностях тканевого строения, которые будут рассмотрены позднее.

Желудок

Радиальные карманы желудка образуют множество складочек в просвете органа. Со стороны целомической полости тела радиальные желудочные карманы очень неровные и покрыты сетью тонких сухожильных канальцев, соединенных с 5 парами ретракторных желудочных мышц. Превосходное описание этой системы дано на примере желудка *Asterias forbesi* (Anderson, 1954); выделено два компонента ретракторной желудочной системы — наружный, образованный собственно ретракторными желудочными мышцами, и внутренний, состоящий из сети канальцев, расположенных на желудочной стенке.

В общих чертах стенка желудка у различных звезд имеет сходное строение (Hamann, 1885; Cuénot, 1887; Ludwig, 1899; Schneider, 1902; Chadwick, 1923; Hayashi, 1935a, 1935b; Smith, 1937; Anderson, 1954; Nimitz, 1971; Jangoux, Perpéet, Cornet, 1972; Синюшкина, 1975а). В стенке желудка описано четыре типа клеток: специализированные (жгутиковые), типичные, слизистые и зимогенные. Слизистые клетки распространены повсеместно. Зимогенные клетки чаще локализуются в пилорическом желудке (Anderson, 1954) либо в дне кардиального желудка (Jangoux, Perpéet, Cornet, 1972); они сходны по строению с зимогенными клетками пилорических выростов (Anderson, 1959; Chia, 1969a; Jangoux, Perpéet, 1972a); гранулы секрета в зимогенных клетках желудка, однако, более крупные, в цитоплазме отсутствуют вакуоли. Для звезд сем. Asteriidae характерна четкая топографическая дифференциация специализированных и типичных клеток: специализированные клетки локализируются на вершинах складочек, типичные — в их углублениях (Smith, 1937; Anderson, 1954; Jangoux, Perpéet, Cornet, 1972; Воробьев, Лейбсон, 1974, 1976; Воробьев, 1977а, 1977б).

Функциональная интерпретация этих двух типов клеток до сих пор обсуждается. Смит (Smith, 1937), изучавший специализированные клетки в кардиальном желудке *Marthasterias glacialis*, предположил, что они могут быть чувствительными. При цитофотометрическом исследовании эпителия кардиального желудка *Asterias amurensis* (Воробьев, Лейбсон, 1974, 1976) было показано, что содержание ДНК в специализированных клетках достигает уровня 32с. Эпителий желудка содержал клетки со всеми переходными между минимальным и максимальным значениями ДНК. В. А. Воробьев и Н. Л. Лейбсон (1976) рассматривают эпителий желудка как единую клеточную популяцию, в которой специализированные клетки образуются из типичных путем кратного удвоения исходного диплоидного количества ДНК. По мнению В. А. Воробьева (1977а, 1977б), полиплоидизацию и возникающую на ее основе функциональную интенсификацию эпителиальных клеток желудка морских звезд сем. Asteriidae можно рассматривать как адаптацию, связанную с отсутствием в их пищеварительной системе специального органа — «насоса», который мог бы обеспечивать циркуляцию частиц и жидкости внутри пищеварительной системы.

Такие органы (карманы Тидемана) описаны у звезд сем. Asterinidae (Anderson, 1960). При этом в кардиальном желудке звезд *Henricia levius-*

cula и *H. sanguinolenta* (Anderson, 1960), в отличие от кардиального желудка *Asterias forbesi, Pisaster ochraceus, Pycnopodia helianthoides* и *Patiria miniata* (Anderson, 1954, 1959), отсутствуют покрытые специализированными жгутиковыми клетками бороздки. Многие области кардиального желудка и почти весь пилорический желудок у *Henricia* выстланы зимогенными клетками, тогда как у *Asterias forbesi* зимогенные клетки обнаружены только в пилорическом выросте. Уникальной для звезд рода *Henricia* является локализация зимогенных клеток в стенке срединного пилорического протока; у *Asterias forbesi* эти области заняты только жгутиковыми клетками, перемежающимися со слизистыми, а зимогенные клетки сосредоточены в латеральных дивертикулах.

Такие примеры структурных различий приводят к заключению, что у морских звезд соответствующие, явно гомологичные, части пищеварительной системы могут быть адаптированы к различным функциям в связи с особенностями пищи и способов питания. У *Henricia* чрезвычайно сильно выражена тенденция к сегрегации тканей различного функционального назначения. Так, у большинства звезд перемещение пищевых веществ осуществляется с помощью выстланных жгутиковыми клетками бороздок (Irving, 1924; Anderson, 1954). У *Henricia* развиваются карманы Тидемана, с помощью которых суспензии или растворы очень быстро распределяются к секреторным или абсорбтивным полям пилорического выроста и пилорического желудка и циркулируют в пределах этих полей до переваривания, абсорбции, либо элиминации. Андерсон (Anderson, 1960) полагает, что развитие 10 карманов Тидемана как органов, обеспечивающих циркуляцию веществ, и приводит к освобождению других зон желудка и пилорического протока от транспортной функции, которую они выполняют у Asteriidae, и замещению этих участков секреторным эпителием.

Указанные модификации в строении пищеварительного тракта *Henricia* связаны, очевидно, с особенностями их питания. Андерсон полагает, что основной способ их питания — реснично-слизистый.

Особенности строения пищеварительного тракта морских звезд могут иметь и систематическое значение. Обнаружено значительное сходство в строении пищеварительного тракта звезд родов *Henricia* и *Linckia*, относящихся к разным отрядам (Anderson, 1960). В связи с этим фактом интересно мнение, согласно которому Linckiidae, сильно отличающиеся во многих отношениях от других семейств этого отряда (Phanerozonia), могут происходить от длиннолучевых Echinasteridae (o. Spinulosa) (MacBride, 1906).

К сожалению, у многих морских звезд особенности строения пищеварительного тракта еще не изучены; между тем исследования в этом плане были бы весьма важны и для систематики.

Пилорические выросты

От пилорического желудка отходит срединный пилорический проток, который, раздваиваясь, продолжается до конца каждой пары пилорического слепого выроста. Совокупность латеральных многодольчатых дивертикулов начинается непосредственно от слепого пилорического протока. Таким образом, в пилорическом протоке можно различить свободную часть и слепой канал.

В свободной части пилорического протока различимы оральный и аборальный полюса и латеральные стенки (Jangoux, Perpéet, 1972a). Оба полюса имеют сходное строение: плотность расположения жгутиков в клетках увеличена, сильно развиты нервные элементы в базальных участках эпителия. В латеральных стенках пилорического протока клетки более высокие; из этих участков формируются латеральные дивертикулы. В латеральном дивертикуле имеются первичные доли, переходящие в много-

численные вторичные и третичные дольки. Пилорический канал специализирован в создании ресничных потоков.

Микроскопическое строение пилорических выростов описано в ряде работ (Hamann, 1885; Cuénot, 1887; Chadwick, 1923; Dorman, 1928; Hayashi, 1935a, 1935в; Anderson, 1953, 1962a, 1966; Mauzey, 1966; Chia, 1969a; Nimitz, 1971; Jangoux, Perpéet, 1972a, 1972b). Обычно выделяют четыре слоя ткани: наружный целомический эпителий, 1—2 мышечных слоя, соединительнотканную зону и внутренний эпителий. Во внутреннем эпителии определены четыре типа клеток: накапливающие (storage), зимогенные (zymogen), слизистые (mucus) и специальные (current producers).

Показано, что различные функции пилорических выростов (секреция, накопление и создание движения жидкости на поверхности клеток) осуществляются разными типами клеток (Anderson, 1952); выявлена региональная дифференцировка в распределении некоторых типов клеток. Так, клетки, осуществляющие продвижение частиц (current producers), сконцентрированы в пилорических протоках и дивертикулах Тидемана; в них не установлено признаков секреторной активности или накопления веществ. Эти клетки перемежаются со слизистыми. В латеральных дивертикулах присутствуют зимогенные (zymogen) и накапливающие (storage) клетки.

Пилорические выросты являются местом синтеза и секреции пищеварительных ферментов (Chapeaux, 1893; Stone, 1897; Aldrich, 1954; Araki, 1964; Yokoe, Yasumasu, 1964; Franssen, Jeuniaux, 1965; Araki, Giese, 1970; Sova et al., 1970; Favorov, Vaskovsky, 1971; Jangoux, Van Impe, 1971). Кроме того, в пилорических выростах происходит интенсивная абсорбция (Araki, 1964) и они играют роль энергетических резервуаров (Anderson, 1953; Jangoux, Perpéet, 1972a, 1972b). Гистохимически показано присутствие в пилорических выростах липидов и гликогена (Anderson, 1953). Особенно велико содержание липидов; например, общее содержание липидов в пилорическом выросте *Asterias forbesi* составляет 8—14% сухого веса (Karnovsky et al., 1955), тогда как у *Pisaster ochraceus* и *P. giganteus* — 32—34 и 48—49% соответственно (Greenfield et al., 1958). Липиды содержат триглицериды и фосфолипиды (Rodegker, Nevenzel, 1964).

В размерах пилорических выростов отмечены циклические изменения, находящиеся в обратно пропорциональной зависимости от размеров гонад (Farmanfarmaian et al., 1958; Greenfield et al., 1958; Mauzey, 1966; Nimitz, 1971). С ритмом репродукционного цикла связаны и биохимические изменения содержания липидов, белков и гликогена в пилорических выростах (Greenfield et al., 1958; Giese, 1966a, 1966b; Allen, Giese, 1966; Nimitz, 1976). При голодании запасные вещества из клеток пилорического выроста исчезают (Anderson, 1953; Mauzey, 1966; Chia, 1969; Nimitz, 1971; Jangoux, Perpéet, 1972a).

Слепые ректальные выросты

Слепые ректальные выросты изучены подробно (Bouillon, Jangoux, 1970); авторы обратили внимание на наличие многочисленных синонимов названий этих органов: Blinddarmchen, Mastdarmblinddarme, pinnate caeca, caecum epigastriques, rectal sac, Blindsacken, coecums stomacaux, rectal caeca, interradial caeca, caecums glandulaires, caecums aboraux, intestinal caeca, glandes rectales.

У многих звезд (р. *Porcellanaster, Ctenodiscus, Luidia*) ректальные выросты отсутствуют; у некоторых звезд (р. *Astropecten*) имеются ректальные выросты, но нет анального отверстия. У звезд сем. Asteriidae всегда имеются ректальные слепые выросты, но нет карманов Тидемана. Наружная анатомия ректальных слепых выростов изучена относительно неплохо; многими авторами подчеркивается вариабельность их размеров,

формы и количества в различных семействах, родах и видах морских звезд (Ludwig, 1889; MacBride, 1906; Hayashi, 1935a, 1935b; Aldrich, 1954; Hyman, 1955; Anderson, 1966; Bouillon, Jangoux, 1970; Jangoux, 1972).

Слепые ректальные выросты морских звезд имеют либо трубчатую, либо дольчатую форму (Cuénot, 1887; Bouillon, Jangoux, 1970; Jangoux, 1972; Jangoux, Van Impe, 1971). Типичное описание этих дивертикулов дать нелегко из-за очень большого индивидуального разнообразия их формы даже в пределах одного вида (Bouillon, Jangoux, 1970; Jangoux, 1972). Ректальные выросты прикреплены к аборальной стенке диска брыжейками, число которых зависит от количества главных долей. Цвет ректальных выростов очень изменчив — от темно-коричневого до бледно-желтого.

Сведения о тканевом и клеточном строении этих органов неполны и разрозненны. Лишь недавно было проведено весьма тщательное исследование ректальных выростов морских звезд *Asterias rubens* (Bouillon, Jangoux, 1970).

Общее строение стенки слепых ректальных выростов обычное для пищеварительного тракта иглокожих: внутренний эпителий, соединительнотканный и два мышечных слоя, наружный целомический эпителий. Нервный слой очень тонкий; он обнаружен лишь с помощью электронной микроскопии. В составе эпителия выделено два типа клеток: длинные и узкие простые эпителиальные клетки и мукоидные (Bouillon, Jangoux, 1970; Jangoux, 1972). В простых эпителиальных клетках выявлены гранулы, содержащие гликоген, нейтральные, либо кислые мукополисахариды и белок. Секрет слизистых клеток состоит из кислых карбоксильных и сульфатированных мукополисахаридов.

Имеется несколько гипотез о физиологической функции ректальных слепых выростов. В ранних работах (Forbés, 1841; Budington, 1927, 1936) ректальные выросты рассматривали как гомологи дыхательного дерева голотурий, предполагая их респираторную функцию. Эта гипотеза в настоящее время имеет лишь исторический интерес, так как известно, что респираторная функция осуществляется кожными жабрами.

Анализ содержимого ректальных выростов привел к заключению о значении их как органов выделения (Coe, 1912; Heyde, van der, Oomen, 1924). Впервые была отмечена ритмическая пульсация ректальных слепых выростов и выдвинута гипотеза о том, что они играют роль водного «насоса» (Gemmil, 1915). Эта теория была поддержана Андерсоном (Anderson, 1960, 1966), установившим связь между развитием ректальных выростов и карманами Тидемана: оба органа, являясь «насосами», способствуют развитию частичной или полной микрофагии у морских звезд.

Наконец, ректальные выросты рассматриваются как органы, в которых происходит внутриклеточное переваривание (Araki, 1964; Bouillon, Jangoux, 1970; Jangoux, 1972); недавно была продемонстрирована их способность к абсорбции веществ (Jangoux, 1972); предполагают также, что они регулируют объем целомической жидкости (Bouillon, Jangoux, 1972).

Ультраструктура

Сведения об ультраструктуре пищеварительного тракта морских звезд весьма немногочисленны и фрагментарны (Bargmann, Behrens, 1968; Jangoux, Perpéet, 1972a; Jangoux, 1972; Филимонова, Токин, 1973, 1974; Калашникова, Студитский, 1976; Hori et al., 1977). У морской звезды *Asterias rubens* описана ультраструктура накапливающих клеток; показано наличие хорошо развитых микроворсинок, апикальных гранул, липидов и гликогена (Bargmann, Behrens, 1968; Jangoux, Perpéet, 1972a). Ультраструктура секреторных гранул зимогенных клеток пилорического выроста выяснена лишь недавно (Калашникова, Студитский, 1976; Hori et al., 1977). Выделено 3 типа гранул: плотные гранулы с гомогенным

аморфным веществом; гранулы с плотным гомогенным ядром, окруженным светлым аморфным веществом, и светлые гранулы, состоящие только из аморфного вещества. Вариации структуры гранул определяются степенью их зрелости; к зрелым формам отнесены плотные гранулы (Hori et al., 1977). Ультраструктура слепых ректальных выростов изучена у двух видов морских звезд *Marthasterias glacialis* и *Coscinasterias tenuispina* (Jangoux, 1972); в эпителиальных клетках выявлены микроворсинки, жгутики, апикальные пузырьки и фагоцитарные вакуоли.

Функционирование пищеварительного тракта морских звезд освещено в работе Жангу и соавторов (Jangoux, Perpéet, Cornet, 1972), высказавших ряд положений о механизмах питания *A. rubens*. Удерживая моллюска, звезда притягивает его как можно ближе к ротовому отверстию, кардиальный желудок выворачивается, проникая между створками добычи; раскрытия створок достаточно на величину, равную $^1/_{10}$ мм (Pequignat, 1970). Первым в контакт с добычей вступает желудочное дно, где расположены зимогенные клетки. Пилорический желудок — транспортный орган, участвующий в секреции слизи и переносе пищевых частиц, которые передвигаются по ресничным бороздкам. Во время питания ректальные слепые выросты — маленькие аборальные пищеварительные органы — ритмично пульсируют (Bouillon, Jangoux, 1970), способствуя подъему пищевых частиц в пилорические дивертикулы, где и происходит окончательное переваривание. Неусвоенные вещества выносятся к дорсальной стенке пилорического протока и направляются к кишечнику. В ректальных слепых выростах некоторые частицы фагоцитируются, другие выводятся через анус (Jangoux, 1972).

Регенерация

Способность регенерировать утраченные части у морских звезд широко известна (Hyman, 1955; Swan, 1966). Приведем здесь лишь некоторые работы, касающиеся пищеварительного тракта. Андерсон (Anderson, 1962b, 1965a, 1965b) провел серию опытов на разных видах морских звезд, у которых оперативным путем удаляли парные пилорические выросты из одного луча и желудок. Пилорические выросты восстанавливались в относительно короткий срок. Так, у *Henricia leviuscula* (сем. Echinasteridae) оперированные пилорические выросты регенерируют за 8 недель, а у морской звезды *Asterias forbesi* (сем. Asteriidae) — в течение 5—6 недель. По мнению Андерсона, восстановление утраченных органов у *A. forbesi* протекает быстрее и менее сложно, чем у *H. leviuscula*, вследствие того что у *A. forbesi* пилорические выросты имеют более простое анатомическое строение, в частности у них отсутствуют карманы Тидемана. Л. С. Синюшкиной (1975б) были проведены аналогичные эксперименты на баренцевоморских звездах *A. rubens*; она показала, что в преднерестовом периоде, когда доминируют обменные процессы, связанные с развитием репродуктивной системы, звезды неспособны регенерировать оперированные органы. При повторении эксперимента в осенний период оперированные пилорические выросты регенерировали, однако полное восстановление органа наблюдалось лишь через 8 месяцев. Разница в скорости регенерации по сравнению с экспериментами Андерсона (Anderson, 1962b, 1965a, 1965b), вероятно, объясняется более низкими температурами, при которых обитают баренцевоморские звезды.

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Пищевое поведение и питание морских звезд привлекают серьезное внимание многих исследователей. Во-первых, звезды наносят большой экономический ущерб, уничтожая устриц и других ценных в промысловом отношении раковинных моллюсков, в том числе и культивируемых. В же-

лудке *Astropecten aranciacus*, например, число мидий достигало 275 экземпляров (Paul, Feder, 1975). В последнее время стала очевидной возможность конкуренции морских звезд с экономически важными видами за пищу. Подсчитано, что морские звезды захватывают около 80% всех донных животных, служащих пищей и другим видам, а *Asterias amurensis* в возрасте двух лет пожирает около 1200 офиур (Hatanaka, Kosaka, 1959). Звезды *Astropecten aranciacus* за одну ночь в поисках пищи обследуют около 5 м^2 поверхности дна, оказывая существенное влияние на популяцию кормовых беспозвоночных (Massé, 1974). Широко известна и исключительная роль *Acanthaster planci* в разрушении коралловых рифов в Тихом океане (Chesher, 1969; Ormond et al., 1976).

Основной способ питания морских звезд — хищный, однако у некоторых видов сохраняется и более древний способ — реснично-слизистый.

Микрофагия у морских звезд установлена Геммилом (Gemmil, 1915), который обнаружил, что у многих звезд кожные покровы имеют реснички (*Asterias rubens, Solaster papposus, Porania pulvillus, Astropecten irregularis*), и выяснил, что у *Porania pulvillus* потоки движения, образованные ресничками наружной оральной поверхности тела, направлены к ротовому отверстию. У этих звезд ректальные слепые выросты имеют большие размеры и регулярно сокращаются, выполняя роль водного насоса (приток воды в ротовое отверстие и выталкивание через анус). Учитывая обильную секрецию слизи и длительность выживания *P. pulvillus* при кормлении микрочастицами, Геммил пришел к выводу, что этим животным свойственна по крайней мере частичная микрофагия.

При реснично-слизистом способе питания частицы покрываются слизью и переносятся движениями ресничек к органам пищеварения. Позднее ресничный покров морских звезд был изучен детально (Irving, 1924; Budington, 1942). Бадингтон (Budington, 1942), например, пришел к заключению, что классические функции крови, а именно питание, дыхание и выделение, выполняются у морских звезд ресничными бороздками; он выделил центростремительные и центробежные потоки, сравнивая их с венами и артериями. Не останавливаясь на оценке этих данных, отметим их серьезное значение для выявления феномена микрофагии у морских звезд.

Некоторые звезды являются исключительно микрофагами, например *Ceramaster placenta* (Vevers, 1956); при этом детрит, попадающий на аборальную поверхность, переносится ко рту через ресничные бороздки. Звезды *Ctenodiscus crispatus*, зарывающиеся в ил, питаются илом (Gislén, 1924); частицы ила вместе со слизью переносятся вдоль амбулакральных бороздок с помощью амбулакральных ножек. На боковой поверхности лучей этих звезд имеются специальные, покрытые ресничками выросты (cribriform organ), служащие для отсеивания грубых частиц.

Таким образом, важную роль в биологии морских звезд приобретает секреция слизи, которая не только защищает поверхность тела, но и служит для сбора мелких пищевых частиц. Особенно существенно развитие специальных приспособлений у звезд-микрофагов. Серия интересных работ была проведена Андерсоном (Anderson, 1959, 1960, 1962a, 1966), который впервые объяснил анатомические и тканевые особенности строения органов пищеварения у звезд-микрофагов. Согласно концепции Андерсона, появление и эволюция карманов Тидемана в пилорических выростах и гипертрофия ректальных слепых выростов были, по-видимому, двумя необходимыми условиями для существования микрофагии. Эти органы способствуют движению частиц к местам пищеварения и абсорбции; Андерсоном высказано предположение о наличии корреляции размеров ректальных выростов с развитием микрофагии.

Несмотря на эти работы, многие аспекты микрофагии у морских звезд и особенно непосредственная роль ректальных слепых выростов, еще не ясны. Так, у некоторых морских звезд-детритофагов (сем. Porcellanaste-

ridae) ректальные слепые выросты отсутствуют и, напротив, часто хорошо развиты у хищных морских звезд (сем. Astropectinidae). Возможно, у ряда животных реснично-слизистый способ питания является лишь дополнительным. Основной способ питания звезд — хищный (Hyman, 1955; Hancock, 1955, 1957, 1958; Feder, 1955; Fenchel, 1965; Mauzey, 1966; Mauzey et al., 1968, и др.). С ним связано развитие специальных приспособлений, позволяющих заглатывать жертву целиком: растяжимый рот, способность желудка к эвертации, хорошо развитая водно-сосудистая система. Хищные морские звезды питаются в основном мелкими гастроподами, двустворчатыми моллюсками, другими иглокожими и ракообразными (Hyman, 1955; Wells et al., 1961; Hulings, Hemlay, 1963).

Пищевое поведение морских звезд исследовалось многократно (Christensen, 1957, 1970; Mayo, Mackie, 1976; Thomassin, 1976). Важную роль в нахождении пищи играет хеморецепция (Valentinčič, 1974). Подробно изучены вопросы избирательности питания морских звезд (Mauzey et al., 1968; Birkeland, Dayton, 1968). Звезды из рода *Solaster*, например, нападают на звезд сем. Asteriidae (Hancock, 1974).

Морские звезды *Luidia ciliaris* заглатывают пищу и переваривают ее внутри желудка; более 30% пищи этой звезды составляют другие иглокожие, главным образом офиуры *Ophiothrix fragilis* и *Ophiura albida* и морские ежи *Psammechinus miliaris* (Brun, 1972). *Luidia sarsi* питается исключительно офиурами *Ophiura albida* и *Amphiura filiformis* и морскими ежами *Echinocardium cordatum* (Paul, Feder, 1975). Игольчатые звезды *Acanthaster planci* поедают коралловые полипы (Brauer, Jordan, 1970; Benson et al., 1975). Диета большинства звезд тем не менее значительно варьирует (Feder, 1959; Hancock, 1955, 1957, 1958, Massé, 1975).

Звезды очень прожорливы, количество животных в желудке одной звезды может достигать больших цифр: у *Astropecten irregularis* обнаружено 19 двустворчатых моллюсков, у звезд рода *Luidia* — 73 офиуры и других мелких животных (Hyman, 1955). Большая часть хищных звезд, имеющих гибкие лучи (сем. Asteriidae и др.), захватывает жертву (чаще моллюсков) с помощью амбулакральных ножек лучей, эвертирует желудок, переваривает содержимое и раковину выбрасывает; желудки таких животных обычно пустые. Нередко, однако, звезды заглатывают жертву целиком, возможно вследствие того, что лучи у них короткие и неподвижные (о. Phanerozonia), либо из-за отсутствия присосок на амбулакральных ножках, что не дает им возможности удерживать жертву.

Механизм открывания раковин моллюсков морскими звездами исследовался многократно (Schiemenz, 1895; Heyde, van der, 1922; Sawano, Mitsugi, 1932; Reese, 1942; Feder, 1955; Lavoie, Holz, 1955; Lavoie, 1956; Christensen, 1957; Nakazava, 1960; Burnet, 1960), но до сих пор окончательно не выяснен. Предполагают, что для открывания запирательной мышцы звезда пользуется амбулакральными ножками как рычагами, развивая при этом большую силу. В образовавшуюся узкую щель звезда просовывает свой желудок и переваривает таким способом внутреннее содержимое раковины. На весь процесс открытия моллюска и его переваривания требуется не более 10 часов. По мнению ряда авторов, экстракты желудка морских звезд обладают токсическим эффектом (Heyde, van der, 1922; Sawano, Mitsugi, 1932; Hancock, 1974).

Механизм эвертирования желудка морскими звездами недавно подробно описан в специальном обзоре (Binyon, 1972), эверсия желудка может быть индуцирована различными компонентами белка (желатин, альбумины, гидролизат казеина) (Araki, 1964).

Дополнительным источником пищевого материала может служить абсорбция морскими звездами органических веществ непосредственно из наружной среды. Установлена, например, способность к абсорбции глицина из его растворов в морской воде для двух видов звезд *Asterias forbesi* и *Henricia sanguinolenta* (Stephens, Schinske, 1961); наружные ткани

этих же видов звезд абсорбируют аминокислоты и глюкозу из растворов (Ferguson, 1967b).

Убедительно доказана возможность использования эпидермальными тканями растворимых органических веществ, которые после абсорбции могут ассимилироваться и внутренними пищеварительными органами (Ferguson, 1964a, 1964b, 1967a, 1967b, 1968a, 1968b, 1969, 1970). Недавно у морских звезд выявлено наличие «кожного» пищеварения (Pequignat, 1970, 1972). Сочетанием этих двух способов питания (реснично-слизистое и «кожное»), вероятно, можно объяснить и некоторые противоречия. Так, ряд авторов считает *Henricia sanguinolenta* микрофагом (Anderson, 1960; Rasmussen, 1965; Fergusson, 1967a), а по мнению других, она питается губками (Vasserot, 1961); именно наличием «кожного» пищеварения у морских звезд, в том числе у *H. sanguinolenta*, можно объяснить частые повреждения тканей губок (Pequignat, 1970).

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Морские звезды — исключительно удобная модель для изучения процесса пищеварения у беспозвоночных. Пищеварительные железы этих крупных всеядных организмов хорошо развиты, функцией их является образование и секреция ферментов, используемых желудком в пищеварительном процессе (Sawano, 1936; Anderson, 1959). Кроме того, многие звезды очень прожорливы и обладают способностью быстро переваривать большие фрагменты пищи (Galtsoff, Loosanoff, 1939; Hancock, 1955).

Уже давно известно, что в экстрактах желудочной стенки морских звезд содержатся протеаза, амилаза и инвертаза (Chapeaux, 1893; Stone, 1897; Heyde, van der, 1922), а в экстрактах пилорического выроста — протеаза, амилаза и липаза (Roaf, 1900; Sawano, 1936). Большинство современных авторов исследует пищеварительные ферменты морских звезд на примере пилорических выростов (Camacho et al., 1970, 1976; Winter, Neurath, 1970; Peng, Williams, 1973), в тканях которых найдены большие количества протеазы и амилазы (Camacho et al., 1970; Winter, Neurath, 1970; Bundy, Gustafson, 1973).

Соотношение активности этих двух ферментов практически постоянно при разных физиологических состояниях животного, тогда как их общее содержание значительно варьирует (Williams, 1975).

У некоторых морских звезд переваривающая способность желудка, по-видимому, низкая. Так, при хирургическом удалении пилорических выростов выяснено, что морские звезды кормились и нормально захватывали пищу, однако переваривания пищи не происходило (Anderson, 1959); биохимически доказана низкая ферментативная активность в желудке (Camacho et al., 1970). У пурпурных морских звезд *Pisaster ochraceus* исследована активность протеазы и амилазы в пилорических выростах и желудке (Barnier et al., 1975). В обоих органах активность протеазы превышала активность амилазы, оба фермента в большом количестве определялись в пилорическом выросте, что частично обусловлено большим содержанием слизи в желудке. Авторы полагают, что химический состав тканей желудка и пилорического выроста различен.

Многочисленные биохимические исследования свойств протеаз морских звезд показали наличие в пилорических выростах трипсиноподобных ферментов (Winter, Neurath, 1970; Bundy, Gustafson, 1973; Kozlovskaya, Elyakova, 1974, 1975; Elyakova, Kozlovskaya, 1975). По своим биохимическим свойствам и составу аминокислот ферменты, выделенные из пилорических выростов морских звезд, обнаруживают чрезвычайное сходство с бычьим трипсином (Winter, Neurath, 1970; Camacho, Brown, Kitto, 1976; Gilliam, Kitto, 1976). Ряд исследователей допускает, что пищеварительные ферменты морских звезд гомологичны трипсину позвоночных. По данным исследований (Bundy, Gustafson, 1973), протеаза, выделенная из

пилорических выростов *Pisaster giganteus*, во многих отношениях сходна с панкреатическим трипсином позвоночных; в то же время по ряду сугубо биохимических свойств (стабильность в щелочной среде, отношение к ионам кальция и др.) она существенно отличается.

Таким образом, несмотря на значительную гомологию, структурная разница между трипсином беспозвоночных и позвоночных весьма существенна. Следует отметить также вариации в структуре протеаз и у разных видов морских звезд. Трипсин *Pisaster ochraceus* и *Evasterias trochelii* (Winter, Neurath, 1970; Bundy, Gustafson, 1973) отличается от ферментов *Dermasterias imbricata* (Camacho et al., 1970).

Значительное число данных указывает на накопление пищеварительных протеаз в пилорических выростах морских звезд в виде неактивного зимогена; повышение активности обычно происходит при гомогенизации (Camacho et al., 1970), экстракции ацетоном (Bundy, Gustafson, 1973), центрифугировании гомогената (Peng, Williams, 1973), при воздействии ряда химических веществ и детергентов (Tillinghast, Levasseur, 1975). Зимоген содержится в зимогенных гранулах (Peng, Williams, 1973), однако имеются предположения о том, что частицами, содержащими протеазы, могут быть и лизосомы (Tillinghast, Levasseur, 1975).

Набор переваривающих ферментов у морских звезд зависит от потребляемой пищи. Обнаружена, например, уникальная особенность звезд *Acanthaster ellisii*, обитающих на коралловых рифах, переваривать эфиры воска, продуцируемые кораллами, в частности цетил-пальмитат (Benson et al., 1975) Другие звезды неспособны гидролизовать это вещество. Именно благодаря этим ферментам игольчатые морские звезды разрушают живые ткани кораллов, обнажая их известковый скелет. У *Patiria miniata* (Araki, 1964) выявлена ß-полиглюкозидаза и показано, что эти звезды могут переваривать некоторые компоненты водорослей.

Таким образом, у большинства хищных звезд преобладают протеолитические ферменты, тогда как у растительноядных голотурий и морских ежей доминируют карбогидразы. Гемальная система у морских звезд изучена довольно слабо, ее роль в распределении питательных веществ остается неясной. Принято считать, что транспорт веществ у морских звезд в большей степени обеспечивается непрерывным движением между различными тканями и перивисцеральной жидкостью, чем гемальной системой (подробнее см.: Binyon, 1972).

Механизмы абсорбции питательных веществ и их распределение в организме морских звезд подробно исследовались в серии работ Фергюсона (Ferguson, 1964a, 1964b, 1970), убедительно показавшего, что основную роль в транспорте питательных веществ к различным тканевым структурам играет перивисцеральная целомическая жидкость; роль амебоцитов в этих процессах незначительна.

Резюмируя изложенное, можно отметить, что в строении и функционировании пищеварительного тракта морских звезд остается еще много неясного. Особенно ощутима недостаточность знаний об ультраструктуре клеток. Ни в одном органе не изучены все типы составляющих эпителий клеток; совершенно отсутствует информация об ультраструктуре клеток кардиального и пилорического желудков. Сложность изучения пищеварительного тракта морских звезд связана и с наличием анатомотканевых вариаций в многочисленных семействах и отрядах этого обширного класса.

Ниже изложены результаты наблюдений, проведенные на морской звезде *Asterias rubens* (Forcipulata Asteriidae). Этот мелководный бореальный вид, распространенный вдоль западного побережья Мурмана, встречается и вдоль восточного побережья до Белого моря; верхняя граница его в закрытых грунтах доходит до 0 метров, нижняя — до 200 м (Дьяконов, 1926, 1950; Шорыгин, 1928). Температура существования вида —2°— +8°; при отрицательных температурах в пределах Баренцева

моря *A. rubens* встречается крайне редко (Шорыгин, 1928). Соленость воды в Баренцевом море высокая — 32—34‰.

Сроки вымета половых продуктов зависят главным образом от температуры. Чаще всего зрелые самки появляются в массовых количествах в конце мая—начале июня, а нерест завершается в начале—середине июля (Кузнецов, Матвеева, 1948). *A. rubens* относится к хищным морским звездам; биология ее питания подробно описана Т. Л. Винберг (1967).

СВЕТООПТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ МОРСКИХ ЗВЕЗД *ASTERIAS RUBENS*

В анатомическом строении органов пищеварения у морских звезд имеются некоторые видовые отличия, обусловленные способом питания и характером пищи. У *Asterias rubens* пищеварительная система начинается расположенным на оральной стороне диска ртом, который сообщается при помощи короткого пищевода с большим складчатым мешковидным желудком, называемым кардиальным. Аборальная стенка кардиального желудка переходит в пилорический желудок, сообщающийся с ректальными железами и узкой задней кишкой, которая открывается в центре аборальной стороны диска. От пилорического желудка в целомическую полость лучей отходят пять пар длинных слепых выростов с боковыми дивертикулами, соединенных с пилорическим желудком единым протоком. Это пилорические выросты, или печеночные придатки.

Желудок

Стенка желудка *A. rubens* состоит из выстилающего (внутреннего) эпителия, тонкого соединительнотканного слоя (гемальное пространство), мышечных волокон (циркулярных и продольных), тонкого слоя нервных элементов и целомического эпителия. В кардиальном желудке *A. rubens* различают пять больших долей; в желудке всегда сильно выражена складчатость (рис. 10, *а*), обусловленная образованием стенкой желудка в сокращенном состоянии выпуклых («гребешки») и вогнутых («бороздки») участков. Помимо этого, эпителий желудка формирует складочки типа ворсинок (рис. 10, *д*). Как и у других морских звезд (Anderson, 1954, 1966), во внутреннем эпителии кардиального желудка *A. rubens* обнаружены четыре типа клеток: специализированные, типичные, слизистые бокаловидные и секреторные гранулярные (зимогенные) клетки. Первые два типа клеток обозначают как банальные клетки I и II типа (Jangoux, Perpéet, 1972a). В нашей работе мы будем придерживаться классификации Андерсона (Anderson, 1954), используемой в отечественной литературе (Воробьев, Лейбсон, 1974, 1976; Воробьев, 1977а, 1977б).

Эпителий стенки желудка однослойный, ядра эпителиальных клеток лежат компактно на разных уровнях, создавая плотную ядерную зону, смещенную к базальному отделу и занимающую $^{2}/_{3}$ толщины эпителия.

Специализированные клетки расположены в области гребешков (рис. 10, *а*); они высокие, цилиндрические, высота их в центральной части гребешков достигает 100 мкм, а по бокам 30—80 мкм. Основная особенность специализированных клеток — длинные (до 30 мкм), узкие (в поперечнике 1—2 мкм), плотные, палочковидные или серповидные ядра, сильно окрашивающиеся гематоксилином; ядерные структуры в них трудно различимы. Ядра специализированных клеток гомогенно окрашиваются по Фельгену.

В апикальной зоне цитоплазмы хорошо видны базальные тельца и жгутики (рис. 10, *б*); каждая клетка имеет до 6 жгутиков. Хорошо заметна апикальная исчерченность, создаваемая корешками. Щеточная каемка в этих клетках не всегда отчетливо выражена. Надъядерная область цитоплазмы специализированных клеток эозинофильна, в апикальном ее

отделе определяются плотные включения в виде глыбок, красящихся метахроматически тионином и с помощью ПАС-реакции, что указывает на присутствие в них мукополисахаридов.

Андерсон (Anderson, 1954) описал мелкие гранулы, выявляемые метахроматически толуидиновым синим и с помощью ПАС-реакции в апикальных участках типичных клеток кардиального желудка *Asterias forbesi.* У *Pisaster ochraceus* обнаружены тонкие гранулы, окрашивающиеся метахроматически азуром «А» и в типичных, и в специализированных клетках (Nimitz, 1971). У баренцевоморских *A. rubens* мелкие гранулы, метахроматически окрашивающиеся тионином, обнаружены лишь в апикальных отделах специализированных клеток (Синюшкина, 1975а). Базальные отделы цитоплазмы также эозинофильны, но свободны от включений. В зоне расположения специализированных клеток в верхних отделах эпителия встречаются митотически делящиеся элементы.

В области бороздок обычно располагаются типичные эпителиальные клетки (рис. 10, *а*); их высота 30—80 мкм. Они менее высокие, чем специализированные. Ядра их овоидные, светлые, пузырьковидные, располагаются на разных уровнях и образуют плотную зону в эпителии; ядерные структуры хорошо различимы. Цитоплазма эозинофильна, ее апикальные отделы диффузно выявляются с помощью ПАС-реакции. В типичных клетках обычно хорошо выражена щеточная каемка и имеется один жгутик.

Как специализированные, так и типичные эпителиальные клетки перемежаются со слизистыми железистыми клетками. Последние имеют бокаловидную форму (рис. 10, *а, е, ж*), овальные ядра расположены в базальных отделах клетки. Слизистый секрет при окраске гематоксилином выявляется либо в виде хорошо отграниченных пузырьков и гранул, либо имеет сетчатый вид. Вероятно, это обусловлено различным функциональным состоянием клетки и зависит от фазы накопления секрета. Слизь окрашивается тионином метахроматически, на нейтральные мукополисахариды, с помощью ПАС-реакции (рис. 10, *е*) и альциановым синим. Выяснено (Jangoux, Perpéet, 1972b), что слизистые клетки содержат гликоген, карбоксильные и сульфатированные полисахариды.

В кардиальном желудке *A. rubens* зимогенные клетки встречаются в очень небольшом количестве, они содержат крупные, эозинофильные гранулы, интенсивно окрашивающиеся также фосфорно-вольфрамовым гематоксилином и бромфеноловым синим; очевидно, секрет их имеет белковую природу.

В пилорической части желудка эпителий менее высокий (рис. 10, *в, г*). Отмечается истончение мышечного и нервного слоев, тогда как гемальные пространства значительно увеличиваются. В эпителии пилорического желудка определяются те же четыре типа клеток. Их реактивная способность сходна с аналогичными клетками кардиального желудка. Значительно по сравнению с кардиальным желудком возрастает количество зимогенных клеток (рис. 10, *в, г*). Стенка пилорического желудка более гладкая и не образует гребешков и бороздок. Эпителий часто формирует небольшие складочки типа ворсинок (рис. 10, *г*).

Интересны данные о сезонных изменениях в органах пищеварения. У многих представителей иглокожих в естественных условиях обитания пищевая активность меняется в течение года. В зимнее время морские звезды *A. rubens* (в районе Плимута) при температуре +3° употребляют мало пищи и прекращают питаться при +2° (Hancock, 1955). У *Asterias forbesi* (США, прол. Лонг-Айленд) за месяц до размножения наступает «пассивный период» в питании (Galtsoff, Loosanoff, 1939). В период размножения менее активно питается и *Luidia ciliaris* (Brun, 1972). Изучение годового репродуктивного цикла морских звезд *Pisaster ochraceus* и *Patiria miniata* показало, что у *P. ochraceus* пилорические выросты циклически изменяются в размерах, коррелируя с изменением величины

гонад, в то время как у *P miniata* размеры пилорических выростов относительно постоянны (Farmanfarmaian et al., 1958; Greenfield et al., 1958; Mauzey, 1966). У этих видов морских звезд выявлены биохимические изменения в содержании липидов, белков и гликогена в пилорическом выросте, связанные с ритмом репродукционного цикла.

У морских звезд *Asterias amurensis* обнаружены деструктивные изменения в эпителии желудка в весеннем периоде, обусловленные характером полового цикла; одновременно меняется содержание ДНК в разные сезоны (Воробьев, 1977б).

Таким образом, сезонные изменения органов пищеварения иглокожих тесно связаны с периодом размножения и, вероятно, носят адаптационный характер. Существует ли «пассивный период» в питании у баренцевоморской звезды *Asterias rubens* во время размножения, неизвестно. В наших наблюдениях при содержании этих звезд в проточных аквариумах в течение года прекращения питания не отмечалось.

Л. С. Синюшкиной (1975а) прослежены сезонные изменения клеточного состава желудка *A. rubens*. Установлено, что в осенне-зимний период (октябрь—март) содержание слизистых клеток в стенке кардиального и пилорического желудков значительно ниже, чем в весенне-летний (апрель—сентябрь). Существенных изменений в количестве зимогенных клеток в разные сезоны года не происходит. В весенне-летний период реакция на полисахариды в слизистых клетках кардиального и пилорического желудков наиболее интенсивна, в зимнее время и поздней осенью содержание мукополисахаридов в клетках снижается. Таким образом, если предположить, что у *A. rubens* имеется «пассивный период» в питании, то увеличение количества слизистых клеток в период, предшествующий размножению, и соответственно обильное выделение слизи предохраняет слизистую желудка от самопереваривания.

Пилорические выросты

Анатомическое строение пилорических выростов *A. rubens* сравнительно простое. В каждый луч от пилорического желудка отходит общий пилорический проток, который, раздваиваясь, переходит в центральные протоки парных пилорических дивертикулов. Стенка пилорического выроста формирует вторичные складочки и углубления, что придает боковым дивертикулам характерный многодольчатый вид и приводит к резкому увеличению поверхности эпителия. Вторичные складочки тесно прилежат друг к другу, образуя структуры, похожие на ворсинки (рис. 11, *б*). На поперечных срезах просвет выглядит как узкое щелевидное пространство. Благодаря содержанию в апикальной области клеток большого количества пигмента пилорические придатки имеют зеленовато-бурую окраску. Каждый пилорический придаток (дивертикул) подвешен ко внутренней поверхности луча мезентериями.

Стенка пилорического выроста снаружи покрыта перитонеальным или целомическим эпителием, за ним следуют слои мышечных и нервных волокон, гемальное пространство с соединительнотканными элементами и, наконец, внутренний эпителиальный, самый значительный по толщине слой, клетки которого расположены на базальной мембране.

Целомический слой состоит из клеток кубической формы, с овальными базофильными ядрами; их цитоплазма слабо эозинофильна, каждая клетка имеет один жгутик.

Внутренний эпителий образует один слой очень высоких клеток, от 50 до 130 мкм, ядра которых лежат на разных уровнях, создавая впечатление многорядности эпителия. Во внутреннем эпителии *Asterias forbesi* описаны четыре типа клеток (Anderson, 1953, 1966). Ниже мы придерживаемся классификации клеток, данной Андерсоном (Anderson, 1953), с небольшими видоизменениями.

Специальные (current-producers) клетки выстилают центральный пилорический проток (рис. 11, *а*) и часть дивертикулов. Их высота 30—60 мкм, ядра вытянутые, веретеновидной фомы, диаметром 2—4 мкм, интенсивно окрашиваются гематоксилином; цитоплазма эозинофильна, бледно выявляется при ПАС-реакции. В клетке отчетливо видны щеточная каемка и жгутик.

Слизистые клетки (mucus gland cells) имеют бокаловидную форму, секрет выявляется в виде пузырьков, лежащих цепочкой, или в виде компактных глыбок, окрашенных диффузно гематоксилином. Секрет содержит мукополисахариды, метахроматически красящиеся тионином, и обладает ПАС-положительной реакцией. Ядра слизистых клеток смещены к базальным отделам цитоплазмы. Наиболее часто слизистые клетки встречаются в области центрального пилорического протока и его ответвлений; в области карманов пилорических дивертикулов их гораздо меньше. Запасные (storage) клетки наиболее многочисленны; они характерны для эпителия, выстилающего боковые карманы и складочки пилорических дивертикулов. Их высота колеблется от 50 мкм в углублениях складочек до 120—130 мкм в центральных участках. Ядра овальные (диаметром 2—4 мкм), с хорошо различимым ядрышком, лежат на разных уровнях, образуя ядерную зону, занимающую $^{1}/_{3}$—$^{1}/_{4}$ высоты эпителия. Надъядерная цитоплазма слабо эозинофильна.

Основная особенность запасных клеток — присутствие в различных участках цитоплазмы и особенно в надъядерной зоне большого числа разноразмерных (от 2 до 4 мкм) гранул (рис. 11, *б, д*). Гранулы слегка эозинофильны, ПАС-положительны, метахроматически окрашиваются толуидиновым синим. Природа гранул белково-полисахаридная, они являются резервным запасным веществом (Anderson, 1953, 1966). Благодаря этому клетки и получили название storage cells — клетки, запасающие питательные вещества.

Проведенный нами анализ показал, однако, что это не совсем правильно. Гранулы следует рассматривать как крупные пищеварительные вакуоли с фагоцитированным материалом, что подтвердилось и при исследовании материала в электронном микроскопе. Содержание пищеварительных вакуолей у разных особей варьирует и зависит от состояния питания и сезона. Особенно большое число фагоцитированных частиц определяется в клетках пилорического выроста особей, в желудке которых была пища. Очевидно, основной функцией этих клеток является пищеварительный фагоцитоз, т. е. внутриклеточное переваривание. Правильнее поэтому называть эти клетки пищеварительными.

Наряду с внутриклеточным перевариванием в пищеварительных клетках происходит накопление липидов и гликогена. Содержание запасных веществ в этих клетках варьирует и подвержено сезонным колебаниям. Накопление гликогена и липидов в пилорическом выросте происходит в осенне-зимний период (рис. 11, *г*), тогда как в весеннем периоде содержание гликогена снижается (рис. 11, *в*).

В пищеварительных клетках обычно хорошо развита щеточная каемка и имеются жгутики. Вероятно, этим клеткам присуща и функция всасывания.

Секреторные (zymogen) клетки располагаются в эпителии пилорических выростов, перемежаясь с запасными клетками. Секреторные клетки выявляются при окраске фосфорно-вольфрамовым гематоксилином и бромфеноловым синим. Их овальные ядра светлые, с одним ядрышком, часто прилежат к светлой крупной вакуоли (встречаются клетки с 2—3 маленькими вакуольками). Секреторные гранулы окрашиваются на суммарный белок бромфеноловым синим.

Л. С. Синюшкиной (неопубликованные данные) были прослежены сезонные изменения в пилорическом возрасте *A. rubens*. В зимнее время (декабрь—февраль) в пилорическом выросте отмечено большое количе-

ство зимогенных клеток, цитоплазма которых содержит гранулы и вакуоли. Цитоплазма пищеварительных клеток заполнена фагоцитарными гранулами. Такое состояние ткани сохраняется и ранней весной (март—апрель). В конце весны (май) фагоцитарные гранулы исчезают из цитоплазмы пищеварительных клеток, ткань становится рыхлой. В течение лета (июнь—август) среди эпителиальных клеток встречаются лишь единичные зимогенные клетки с гранулами в цитоплазме.

В пищеварительных клетках щеточная каемка становится плохо различимой, цитоплазма светлеет, практически не содержит фагоцитированных частиц. Такая структура сохраняется до конца сентября и только в октябре появляются зимогенные клетки, в апикальной области которых концентрируются зимогенные гранулы в виде цепочки или треугольника. Образуется большое число мелких и средней величины вакуолей, не связанных с гранулами зимогена. В цитоплазме пищеварительных клеток накапливаются фагоцитарные гранулы, щеточная каемка восстанавливается.

В эпителии пилорических придатков отмечена интенсивная ПАС-реакция на полисахариды в зимнее время и ранней весной (с декабря по март). В цитоплазме пищеварительных клеток выявляется большое количество гликогена. В слизистых клетках и в вакуолях зимогенных клеток определяются нейтральные мукополисахариды. В апреле—мае количество гликогена и нейтральных мукополисахаридов снижается во всех клетках. Только в осенне-зимний период содержание ПАС-положительных веществ в вышеописанных структурах увеличивается.

Таким образом, количество зимогенных клеток в эпителии пилорических придатков в весенне-летний период ниже, чем в осенне-зимний, снижается также содержание ПАС-положительных веществ в цитоплазме пищеварительных клеток. Отмеченные изменения могут быть связаны с развитием репродукционной системы в преднерестовом периоде.

Принято считать, что у морских звезд пищеварение главным образом внеклеточное. С другой стороны, некоторые авторы (Беклемишев, 1964) высказывают мнение о том, что пищеварение у иглокожих происходит только внутриклеточно. В действительности, у морских звезд, как и у других иглокожих, сочетаются процессы и полостного и внутриклеточного переваривания.

Ректальные выросты

У *Asterias rubens* ректальные выросты представлены несколькими отдельными слепыми трубочками, отходящими от узкой задней кишки вблизи порошицы. На поперечном срезе трубочек видно, что внутренний эпителий образует широкие и глубокие складочки типа ворсинок (рис. 11, *е*). В углублениях крипт ворсинки довольно тесно прилежат друг к другу, так что к просвету выходят лишь их апикальные отделы. Эпителий расположен на базальной мембране, нередко в виде узкого тяжа глубоко проникающей в ворсинку (рис. 11, *е*). Под эпителием находится гемальное пространство с многочисленными клеточными элементами, внутренний продольный и наружный циркулярный мышечные слои, отдельные нервные элементы и целомический эпителий. Высота внутреннего эпителия в центральной части ворсинок достигает 700 мкм, в углублениях крипт снижается до 70 мкм. Ширина гемального пространства варьирует от 10 до 120 мкм. Толщина внутреннего продольного слоя равна 20 мкм, наружный циркулярный мышечный слой несколько толще (около 30 мкм); высота целомического эпителия примерно 20 мкм. Мелкие узкие овальные ядра расположены в несколько рядов, создавая впечатление многорядности эпителия. В эпителии различимы два типа клеток: жгутиковые и слизистые бокаловидные (рис. 11, *е*). Жгутиковые клетки имеют довольно хорошо выраженную щеточную каемку и жгутики; вблизи щеточной каемки отчетливо видны базальные тельца. Цитоплазма жгутиковых кле-

ток в апикальных участках содержит мелкие гранулы, в базальных отделах слегка вакуолизирована.

Слизистые бокаловидные клетки в апикальных отделах приобретают форму бокала, узкой шейкой открывающегося в просвет ректальной трубочки. Секрет бокаловидных клеток интенсивно окрашивается гематоксилином, альциановым синим, метахроматически — толуидиновым синим при нейтральных значениях pH и с помощью ПАС-реакции. Очевидно, секрет бокаловидных клеток представлен смесью нейтральных и кислых мукополисахаридов.

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ЭПИТЕЛИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS RUBENS*

Желудок

Строение стенки желудка морских звезд сходно со структурой желудка других иглокожих. Эпителий расположен на базальной мембране; к узким базальным отросткам эпителиальных клеток прилегают аксонные терминали, содержащие гранулы типа нейросекреторных. Аксоны нервных клеток с плотными гранулами диаметром 1000—1600 Å были обнаружены в базальных участках эпителия и у балтийской морской звезды *A. rubens* (Bargmann, Behrens, 1968). Авторы предполагают существование нейрогуморальной или нейрогормональной регуляции эпителия.

Соединительнотканные элементы желудка морских звезд изучали специально (Ferguson, 1960), поскольку их свойства имеют важное значение для нормального функционирования желудка, особенно в процессах эвертирования и ретракции; было высказано предположение о коллагеновой природе соединительной ткани желудка морских звезд. Действительно, на электронных микрофотографиях гемальных пространств желудка отчетливо видны коллагеновые волокна с типичной поперечной исчерченностью и эластические волокна (рис. 12, *а*). Гемальные пространства ограничены базальными мембранами. Мышечные слои (рис. 12, *а*) — наружный циркулярный и внутренний продольный — очень тонкие (0.5—1 мкм). Среди мышечных клеток также видны участки аксонов, содержащие электронноплотные гранулы. К наружному мышечному слою прилежит целомический жгутиковый эпителий.

Во внутреннем эпителии желудка находятся клетки нескольких типов. Ультраструктура эпителия желудка ранее описана не была; классификация типов клеток составлена на основе светооптических исследований (Anderson, 1954) и включает типичные, слизистые, специализированные и зимогенные клетки. Разберем последовательно типы клеток, выявленные нами при электронномикроскопическом изучении.

Типичные клетки. По особенностям ультраструктуры клетки, именуемые в литературе типичными, следовало бы называть всасывающими. Их апикальная поверхность образует узкие, длинные (до 3 мкм) микроворсинки, расположенные параллельно (рис. 13, *а*). Вблизи свободной поверхности определяется большое число пиноцитозных пузырьков. В клетке находятся 2 жгутика (и соответственно 2 базальных тельца, рис. 13, *б*), а не один, как это было описано на светооптическом уровне (Anderson, 1954; Jangoux et al., 1972). Характерной особенностью жгутиков являются очень длинные (до 5 мкм) корешки.

Латеральные клеточные мембраны в апикальной области отделены щелевидными пространствами (рис. 13, *а, б*) и значительно уплотнены в этой зоне. Далее латеральные клеточные мембраны на значительном протяжении идут параллельно, но во многих участках, особенно в околоядерной области и в базальной зоне, расширяются; в межклеточных пространствах при этом определяется очень большое число пиноцитозных пузырьков.

В апикальных участках цитоплазмы обычны пиноцитозные пузырьки, округлые митохондрии со светлым матриксом и множество единичных микротрубочек, пробегающих в различных направлениях.

В надъядерных участках локализируется небольшой комплекс Гольджи (рис.14, *а*). В этой же зоне находятся электроннопрозрачные вакуоли разных размеров и форм. Часто видны фагосомы, содержащие гетерогенный материал. В околоядерных участках (рис. 12, *б*) располагаются митохондрии, единичные пузырьки эндоплазматической сети, вакуоли, пиноцитозные пузырьки, свободные рибосомы.

Ядра обычного строения (рис. 12, *б*), с несколько расширенными перинуклеарными пространствами и небольшими плотными ядрышками. В околоядерной зоне микротрубочки объединяются в плотные фибриллярные тяжи (рис. 12, *б*), которые тянутся в базальные отделы цитоплазмы. Участие микротрубочек в формировании пучков хорошо прослеживается на электронных микрофотографиях. Диаметр пучков достигает 0.3—0.4 мкм, длина 20—30 мкм. Эти плотные внутрицитоплазматические фибриллярные тяжи очень сходны с опорными волокнами эктоневральной системы, описанными у *A. rubens* (Bargmann et al., 1962).

В участках, расположенных в субнуклеарной зоне локализуются липиды и множество полиморфных вакуолей (рис. 15, *а*).

Характерная особенность типичных клеток — многократное изменение их диаметров от апикальных до базальных участков. В местах сужений цитоплазмы остаются лишь пучки микротрубочек.

Наличие хорошо развитых микроворсинок, множества пиноцитозных пузырьков, как в цитоплазме, так и в межклеточных пространствах, полиморфных вакуолей и липидов свидетельствует о том, что основная функция типичных клеток — всасывающая. Благодаря жгутикам с длинными корешками и мощным пучкам микротрубочек типичные клетки могут принимать участие в создании потоков движения жидкости и частиц на поверхности эпителия.

С л и з и с т ы е к л е т к и. Слизистые клетки обычно перемежаются с типичными (рис. 15, *а, в*), либо со специализированными клетками. Строение слизистых клеток очень вариабельно. В зрелых клетках ядро уплотняется, оттесняется в базальный отдел и фактически вся цитоплазма заполняется слизистым секретом (рис. 15, *а*). Часть слизистых гранул уплотнена, другие имеют светлый хлопьевидный широкопетлистый матрикс. Эти вариации в строении гранул подтверждают гистохимические данные о наличии в слизистых клетках двух типов мукополисахаридов — нейтральных и кислых.

Комплекс Гольджи, развиваясь, постепенно занимает всю надъядерную область (рис. 15, *б*); параметры зоны комплекса Гольджи составляют 4×10 мкм. Очевидно здесь происходит полимеризация нескольких (до 6) комплексов Гольджи в единое образование; чередование структурных единиц комплекса Гольджи — ламелл и микропузырьков — хорошо прослеживается (рис. 15, *б*).

Формирование слизистого секрета начинается в расширенных цистернах комплекса Гольджи, преобразующихся в вакуоли, в которые затем включаются и микропузырьки.

При изучении слизистых клеток, находящихся на разных стадиях формирования секрета, обращает внимание значительное сходство строения их цитоплазмы с цитоплазмой типичных клеток. Как и в типичных клетках, в слизистых выявляются аналогичные по строению фагосомы, митохондрии, пучки микротрубочек (рис. 15, *в*) и, наконец, в слизистых клетках также имеется два жгутика. Вероятно, типичные клетки способны к трансформации в слизистые. Популяция последних очень лабильна, их число зависит и от сезона, и главным образом от состояния пищеварения. В базальных отделах эпителия отмечены очень тесные контакты типичных и слизистых клеток с аксонами, содержащими гранулы типа

нейросекреторных. Возможно, регуляция количества слизистых клеток осуществляется нейрогенным путем.

Специализированные клетки. Апикальные участки специализированных клеток весьма своеобразны и имеют вид небольших грибовидных выростов, отделенных от соседних клеток щелевидными пространствами. На поверхности выростов видны единичные микроворсинки (рис. 13, *в*). Апикальные выросты содержат отдельные пиноцитозные пузырьки и многочисленные микротрубочки. Жгутиков — 8, а не 6, как полагали ранее (Anderson, 1954; Nimitz, 1971, и др.). Базальные тельца и корешки жгутиков располагаются в определенном порядке — в верхних участках три базальных тельца, ниже — еще три и под ними два базальных тельца (рис. 13, *г, д*). Жгутики очень длинные (до 10 мкм), построены по типу 9+2 (рис. 13, *в*). Вокруг корешков жгутиков группируются микротрубочки, большое число пиноцитозных пузырьков и многочисленные светлые митохондрии (диаметром 0.7—0.8 мкм), с довольно большим количеством крист.

Надъядерная область, в отличие от других клеток, невелика (около 4—6 мкм), так как бóльшая часть клетки занята длинным палочковидным ядром (рис. 14, *г, д*). Ядра очень плотные, в основном состоят из участков гетерохроматина, располагающихся в виде сети; отчетливых ядрышек наблюдать не удалось. Ядро может состоять из нескольких сегментов, подразделенных перетяжками (рис. 14, *д*).

Боковые клеточные мембраны очень плотно прилегают к ядерной мембране, так что цитоплазма в этих участках практически не содержит органоидов. Вдоль боковых поверхностей и в базальных участках специализированных клеток проходят мощные пучки микротрубочек. Очевидно, основной функцией этих клеток является создание потоков движения жидкости на поверхности эпителия путем биения жгутиков.

Всасывающие клетки. В пилорическом отделе желудка нами выявлен неизвестный ранее тип клеток, функция которых пока не ясна. На апикальной поверхности этих клеток образуются крупные выросты (рис. 13, *е*), отделяющиеся путем клазматоза в просвет. Здесь также имеются жгутики, по-видимому, по два на клетку, с длинными корешками (рис. 13, *е*). Ядра овальные, умеренно плотные; значительно расширены перинуклеарные пространства (рис. 14, *в*). Во всех участках цитоплазмы клеток присутствуют пиноцитозные пузырьки, электронно-прозрачные вакуоли разных размеров, светлые митохондрии и пучки микротрубочек (рис. 14, *в*). Возможно, эти клетки также осуществляют всасывание.

Нам пока не удалось обнаружить зимогенных клеток в желудке морских звезд при изучении в электронном микроскопе, очевидно, ввиду их малочисленности и нерегулярности распределения.

Эндокринные элементы желудка. В стенке кардиального желудка нами обнаружены неизвестные ранее клетки, которые по структурным характеристикам можно отнести к эндокриноподобным.

Вопрос о наличии эндокринных клеток у иглокожих и вообще у беспозвоночных сам по себе достаточно интересен. В 1965 г. был выделен гипогликемический фактор из пилорического выроста тихоокеанской морской звезды *Pisaster ochraceus* (Wilson, Falkmer, 1965), который авторы рассматривали как инсулин морских звезд, поскольку он обладал инсулиноподобным действием по своим биохимическим и иммунологическим свойствам. Этот факт заинтересовал авторов, и они, по-видимому, не будучи гистологами, попытались обнаружить в пилорическом выросте морских звезд клетки, способные синтезировать инсулин с помощью паральдегид-фуксина и изоцианина. Это удалось, и на международном конгрессе по диабетологии было сообщено о том, что удлиненные гранулярные клетки печеночного выроста морских звезд являются гомологами B-клеток поджелудочной железы (Falkmer, 1969). Однако вскоре этот

факт был поставлен под сомнение (Chan, Fontaine, 1971); на том же объекте было проведено тщательное гистологическое и гистохимическое исследование с применением различных, специфических для окраски эндокринных элементов поджелудочной железы методов и выяснилось, что все эти методы непригодны для морских звезд, а описанные ранее (Falkmer, 1969) клетки являются не чем иным как слизистыми клетками, секретирующими кислые мукополисахариды. Эти же авторы (Chan, Fontaine, 1971) предполагают, что секреция инсулина у морских звезд либо является минимальной, либо вторичным процессом в клетках, первичная функция которых иная, чем секреция инсулина.

Несмотря на тщательное изучение пилорического выроста морских звезд, обнаружить там клетки, сходные с эндокринными, нам не удалось. Однако в составе эпителия кардиального желудка среди типичных клеток были выявлены своеобразные клетки (рис. 14, *б*), цитоплазма которых заполнена мелкими гранулами, размером 160—300 нм. Гранулы содержат плотное «ядро» и просветленный участок (halo); это светлое кольцо в отдельных случаях может быть довольно широким. По особенностям строения гранул (рис. 14, *б*) клетки очень напоминают В-клетки поджелудочной железы позвоночных (Perrier-Barta et al., 1975), вырабатывающие, как известно, инсулин. Обнаружены также клетки, гранулы которых сходны с А-клетками поджелудочной железы (рис. 14, *е*). Эти предварительные данные требуют, конечно, дальнейшего уточнения.

Факт обнаружения эндокриноподобных клеток на ультраструктурном уровне представляется весьма важным в плане становления эндокринной функции у беспозвоночных. Недавно в. желудочном эпителии асцидии *Botryllus shlosseri* были описаны эндокринные клетки (Burighel, Milanesi, 1975), гранулы которых очень сходны с гранулами, обнаруженными нами в клетках пилорического выроста. Оценивая функциональное значение эндокриноподобных клеток, эти авторы рассматривают следующие три гипотезы: эндокринные клетки могут быть источником гормонов, контролирующих активность эпителия пищеварительного тракта (секреция ферментов, абсорбция и пр.); часть эндокринных элементов может представлять собой энтерохромаффинные клетки с 5-гидрокситриптамином, и, наконец, можно рассматривать эти клетки как гомологи В-клеток поджелудочной железы.

Пилорический вырост

Как и у других иглокожих, внутренний эпителий расположен на хорошо выраженной базальной мембране. Однако во многих случаях между базальными концами эпителиальных клеток находятся многочисленные аксоны нервных клеток с электронноплотными гранулярными пузырьками. Очень узкое гемальное пространство, заключенное между двумя базальными мембранами, заполнено коллагеновыми (толщина 600—1200 Å, периодичность исчерченности 300 Å) и эластическими волокнами. Мышечный слой, лежащий ниже гемального пространства, не является сплошным. Он состоит из отдельных пучков циркулярных и продольных мышечных волокон толщиной 2—3 мкм; среди них часто видны аксонные терминали. Целомический эпителий представлен кубическими жгутиковыми клетками с небольшим плотным ядром.

Эпителий, выстилающий боковые карманы пилорических дивертикулов, состоит из высокоцилиндрических клеток с мелкими овальными ядрами, локализованными на разных уровнях и занимающими приблизительно среднюю треть клетки. Высота эпителиальных клеток колеблется от 60—70 до 120 мкм, тогда как диаметр составляет лишь 3—4 мкм; на отдельных участках (в околоядерной области и апикальной зоне) он достигает 5 мкм, а в базальных отделах часто равен 1—2 мкм. Тесное расположение клеток приводит к размещению ядер в несколько рядов (ложная многорядность эпителия) и к изменчивости диаметров клеток.

Основную массу эпителия составляют пищеварительные клетки (или storage-cell, по: Anderson, 1953). В пищеварительных клетках боковых карманов пилорического выроста одновременно протекают интенсивные процессы секреции, всасывания и усвоения питательных веществ, здесь же происходит транспорт метаболитов в полость тела. Естественно, что строение различных участков таких активно работающих клеток должно отражать особенности их функционирования.

Наши исследования показали, что эти клетки имеют резко выраженную полярную дифференцировку. Клеточные мембраны, ограничивающие поверхность, обращенную в полость печеночного выроста, непосредственно переходят в межклеточные мембраны боковых поверхностей клеток. В апикальных участках между соседними клетками имеются щелевидные углубления, в некоторых случаях достигающие 1 мкм (рис. 16, *а*); боковые межклеточные мембраны в этих участках значительно уплотнены. Структур типа описанных на уровне световой микроскопии «замыкающих пластинок» (Chia, 1969a) не обнаружено. Боковые межклеточные мембраны местами идут параллельно друг другу; в ряде случаев образуют довольно широкие межклеточные пространства. Специализированных межклеточных соединений (типа «гнездо-шип» или W-образные складки) в центральных и базальных отделах клеток нет.

Таким образом, клетки расположены относительно друг друга довольно свободно. В то же время необычная высота клеток, расположение их ядер на разных уровнях и значительное колебание диаметров клетки в направлении от ее апикального к базальному концу приводят к образованию значительных впячиваний и вдавлений между боковыми поверхностями соседних клеток, что в свою очередь обеспечивает прочность их соединений и целостность эпителиального пласта. Основания клеток лежат на базальной мембране.

Следует специально остановиться на структуре свободной поверхности клеток. Долгое время эпителий, выстилающий печеночные выросты, рассматривали как ресничный (Hamann, 1885; Heyde, van der, 1922, 1923; Chadwick, 1923); эта трактовка отражена в учебниках и руководствах. Лишь в последние годы специальные исследования структуры клеток пищеварительного аппарата морских звезд (Anderson, 1953, 1966; Chia, 1969a) показали, что на поверхности клеток имеются не реснички, а жгутики (рис. 16, *а*); создается ложное впечатление наличия ресничек из-за тесного расположения клеток и малой величины их диаметров.

Наиболее характерная особенность пищеварительных клеток — хорошо развитая щеточная каемка. Длинные (4 мкм), узкие (0.1 мкм) микроворсинки расположены на апикальной поверхности клеток параллельными рядами (рис. 16, *а*). На микроворсинках хорошо заметен гликокаликс, между ними видны многочисленные пиноцитозные пузырьки. На сагиттальном срезе одной клетки можно насчитать от 16 до 30 микроворсинок. Степень развития их меняется в зависимости от функционального состояния клеток. Когда клетка переполнена апикальными гранулами, поверхностные клеточные мембраны разрываются и содержимое вместе с гранулами выходит в просвет. Иногда происходит отшнуровывание значительных участков цитоплазмы, содержащих апикальные гранулы; эти участки в дальнейшем выделяются в просвет по типу клазматоза. В таких клетках, естественно, нет ни щеточной каемки, ни жгутиков. Тем не менее базальные тельца жгутиков сохраняются и при изменении функционального состояния клеток, и щеточная каемка и жгутики формируются вновь.

Узкие овальные ядра обычного строения (рис. 16, *в*). Нуклеоплазма состоит из эухроматина и гетерохроматина. Последний концентрируется вдоль ядерной мембраны и в виде небольших отдельностей в центральной части ядра. Внутренняя ядерная мембрана гладкая, наружная усеяна многочисленными рибосомами. Характерной особенностью ядерной мем-

браны являются значительные (до 0.2—0.3 мкм) расширения перинуклеарного пространства. Наружная ядерная мембрана активно участвует в образовании гранулярной эндоплазматической сети: во многих случаях можно проследить отшнуровывание фрагментов эндоплазматической сети от наружной ядерной мембраны. Поры немногочисленны, очень узкие; комплекс поры окружен аморфным матриксом.

Ядрышки размером 1—2 мкм имеют плотнофибриллярное строение, окружены узким слоем околоядрышкового хроматина, в котором нередко видны перихроматиновые гранулы, содержащие РНК.

Апикальная область эпителиальных клеток заполнена многочисленными гранулами, размеры которых колеблются в пределах 0.03—0.3 мкм (рис. 16, *б*).

Бросается в глаза чрезвычайный полиморфизм структуры гранул, среди которых легко выделить несколько типов. Наиболее распространены гранулы средней электронной плотности с отчетливо контурированной мембраной и небольшим пузырьковидным, более плотным телом, имеющим собственную мембрану и расположенным в центре гранулы. Несколько реже встречаются электронноплотные гранулы с неотчетливой мембраной и равномерно зернистым матриксом. Обнаружены также гранулы средней электронной плотности, более темные по периферии и не имеющие пузырьковидных тел; светлые гранулы низкой электронной плотности с отчетливой мембраной и пузырьковидным телом внутри; светлые гранулы, окруженные одноконтурной мембраной, имеющей электроннопрозрачный матрикс; сложные гранулы, содержащие внутри несколько пузырьковидных тел. Часть этих пузырьков и гранул являются пиноцитозными.

Основной способ генеза плотных гранул — непосредственная трансформация пузырьковидных элементов гранулярной эндоплазматической сети в апикальные гранулы. Следует подчеркнуть сходство размеров мелких пузырьковидных отдельностей гранулярной эндоплазматической сети и зрелых гранул (рис. 16, *б*). В процессе трансформации пузырьковидных элементов в гранулы происходит впячивание небольшого участка мембраны внутрь пузырька с последующим его отшнуровыванием, утилизацией рибосом и уплотнением гранул.

Другой способ генеза апикальных гранул связан с участием митохондрий. Внутри них обособляются небольшие участки с кристами; возникновение дочерних фрагментов происходит внутри, в периферическом участке митохондрий, затем эти фрагменты отшнуровываются. В отдельных случаях митохондрии целиком распадаются на отдельные фрагменты с образованием небольших гранул с находящимися внутри пузырьковидными структурами.

Функциональное назначение апикальных гранул не вполне ясно. Возможно, в них содержится трансформированный в результате внутриклеточного переваривания белковый материал, расходуемый затем клетками по мере надобности.

Наиболее существенная особенность пищеварительных клеток — присутствие в базальных, среднезональных и надъядерных участках крупных пищеварительных вакуолей с гетерогенным фагоцитированным материалом. Наиболее крупные (3—4 мкм) пищеварительные вакуоли с плотным осмиофильным содержимым находятся в базальных участках эпителия; очевидно, фагоцитированный материал поступает в цитоплазму из межклеточных пространств. По мере продвижения в апикальные участки размеры фагосом уменьшаются (до 1—2 мкм), фагоцитированный материал переваривается. В ряде случаев фагосомы имеют вид светлых вакуолей с остатками мембран и осмиофильными частицами (рис. 16, *в, г*). Часто мембрана пищеварительной вакуоли лизируется, и содержимое выходит в окружающую цитоплазму. Непереваренный материал экструзируется из клетки в виде мелких, резидуальных телец (рис. 16, *г*). Переваривание материала в фагосомах осуществляется с помощью ферментов

микропузырьков, лизосом и мультивезикулярных телец, формирующихся в области комплекса Гольджи.

Комплекс Гольджи обычно расположен в надъядерной области, имеет небольшие размеры, состоит из 4—5 параллельно расположенных цистерн и массы микропузырьков. Вакуолярный компонент развит слабо. В области комплекса Гольджи образуются лизосомоподобные тельца (рис. 16, *г*), сходные по структуре с мультивезикулярными тельцами.

Диаметр митохондрий 0.6—0.7 мкм, лишь в некоторых случаях он достигает 1 мкм. В околоядерной зоне обычно локализованы митохондрии с умеренно плотным матриксом и довольно многочисленными, но короткими кристами. В базальной области клеток митохондрии обладают электронно-светлым матриксом и более короткими кристами. В надъядерной зоне встречаются как светлые, так и уплотненные формы митохондрий; кристы здесь пузырьковидно расширяются, происходит фрагментация и почкование митохондрий. Итак, в цитоплазме эпителиальных клеток пилорического выроста обнаружены 3 различные группы митохондрий, характерные для определенных областей клеток. Отмеченный полиморфизм митохондрий, носящий ярко выраженный зональный характер, связан с особенностями обмена веществ в разных участках клетки.

Гранулярная эндоплазматическая сеть представлена пузырьковидными или мешковидными формами, локализованными преимущественно в базальной и околоядерной областях. Содержимое большей части пузырьковидных образований оптически светлое, другие пузырьки заполнены мелкозернистой субстанцией (рис. 16, *б, в*). В разных участках клеток размеры и форма образований эндоплазматической сети характерно меняются.

Для околоядерной зоны наиболее типичны цистерны и крупные (порядка 0.3—0.5 мкм) пузырьковидные отдельности. Часто происходит отшнуровывание пузырьков от цистерн эндоплазматической сети. Округлые структуры подвергаются дальнейшей дифференцировке. В некоторых случаях они теряют рибосомы; при этом образуются гладкие пузырьки с мелкозернистым содержимым. По мере приближения к апикальной зоне размеры пузырьковидных образований уменьшаются (до 0.1—0.2 мкм).

В пределах клетки наблюдается зональное распределение пузырьковидных компонентов: в базальном и апикальном отделах преобладают плотные формы, а в центральном — светлые. Мешковидные элементы в наибольшем количестве сосредоточены в нижней трети клетки и в околоядерной зоне; в надъядерной зоне концентрация их заметно уменьшается, а в цитоплазме апикальной части клеток они перестают встречаться совсем. Возможность трансформации цистерн в пузырьковидные структуры и пузырьковидных структур друг в друга представляется несомненной и подтверждается наличием многочисленных промежуточных форм.

В околоядерной области и базальных участках цитоплазмы эпителиальных клеток содержится большое число свободных рибосом, а в цитоплазме апикальных отделов — мелкие (0.01 мкм) пиноцитозные пузырьки; присутствие последних указывает на интенсивность процессов абсорбции.

В базальных отделах пищеварительных клеток выявляется умеренное количество липидов, а в других участках цитоплазмы — гликоген. Обращает внимание большое число микротрубочек в различных участках цитоплазмы (рис. 16, *б*).

Полученные данные позволяют предположить, что функции абсорбции, секреции и накопления осуществляются одной и той же пищеварительной клеткой. В зависимости от сезона, характера питания, периода размножения и т. д. в тот или иной конкретный период в эпителии могут преобладать либо функции накопления, либо функции секреции. Изложенное позволяет понять отмеченные особенности эпителия — необычную высоту и резко выраженную полярную дифференцировку, значительные отличия в строе-

нии базальных, центральных и апикальных отделов; по существу в одной и той же клетке одновременно происходят процессы внутриклеточного переваривания, абсорбции, секреции, накопления и экскреции. Такая функциональная дифференцировка и приводит к возникновению морфологических различий в пределах клетки.

Другим распространенным типом клеток в пилорическом выросте являются зимогенные (рис. 17, *а—в*), которые перемежаются с пищеварительными. Апикальная поверхность зимогенных клеток ровная. В ядрах обычно хорошо развиты ядрышки. Основным компонентом цитоплазмы зимогенных клеток являются мешковидные элементы гранулярной эндоплазматической сети, наиболее часто встречающиеся в базальных областях. Максимальные параметры их составляют 0.8—1 мкм. Форма мешковидных элементов весьма изменчива, они имеют сложное внутреннее строение. Процесс трансформации начинается с разрастания стенок мешковидных компонентов гранулярной эндоплазматической сети, приводящего к образованию впячиваний (рис. 17, *в*). Следующий этап — отшнуровывание этих участков, в результате которого внутри разросшихся компонентов эндоплазматической сети формируются округлые структуры, ограниченные мембраной и снабженные рибосомами. Вещество, локализованное внутри них, на ранних стадиях не отличается от окружающей субстанции, а в дальнейшем несколько уплотняется.

Наиболее сложные виды трансформации обнаружены в базальной части клеток вблизи ядра. Значение образований, составляющих описываемую группу, остается неясным, однако происходящее при этом значительное увеличение поверхности компонентов эндоплазматической сети несомненно связано с их существенной ролью в обмене веществ. Мешковидные расширения эндоплазматической сети часто связаны с перинуклеарными пространствами ядер. Светооптически в зимогенных клетках были описаны крупные светлые вакуоли (Anderson, 1953, 1966). Подобные вакуоли не были выявлены нами при электронномикроскопическом исследовании.

Сходные разрастания наружной ядерной мембраны недавно были описаны в аналогичных клетках пилорических придатков морской звезды *Asterias rubens* М. М. Калашниковой и А. Н. Студитским (1976). Авторами в цистернах эндоплазматической сети отмечено наличие тонкозернистого вещества с размерами гранул меньше рибосом, идентифицируемое как «околоядерный секрет», который в дальнейшем «преформируется в белковые гранулы». Сходные картины описаны нами на примере пищеварительных клеток офиур (см. с. 95). Однако у морских звезд секреторные гранулы формируются в очень тесной связи с цистернами гранулярной эндоплазматической сети, но вне их (рис. 17, *в*). Нередко гранулы ограничены мембраной не на всем протяжении. Незрелые гранулы имеют мелкозернистый светлый матрикс (рис. 17, *в*); затем происходит его уплотнение, начинающееся в центре гранулы (рис. 17, *б*). Зрелые гранулы (диаметром 1.5—2 мкм) окружены мембраной, матрикс их гомогенный, электронноплотный (рис. 17, *в*). Три типа структурных модификаций гранул описаны также в зимогенных клетках пилорического выроста морских звезд *Asterias rubens* (Hori et al., 1977).

В формировании гранул принимает участие и комплекс Гольджи. В этой зоне всегда определяются вакуоли диаметром 0.5—0.6 мкм, содержащие тонкозернистый матрикс. Возможно, вакуоли перемещаются затем к сложным мешковидным разрастаниям гранулярной эндоплазматической сети, где при участии наружных, прикрепленных к цистернам сети рибосом может завершаться формирование гранул. Во всяком случае, контакты содержимого гранул и прикрепленных к цистернам рибосом очень хорошо видны на электронных микрофотографиях; в этих участках ограничивающая гранулы мембрана обычно отсутствует (показано стрелками на рис. 17, *в*).

Принято считать, что эти гранулы содержат пищеварительные ферменты, ответственные за полостное переваривание (Anderson, 1953, 1960, 1966; Chia, 1969a). В гранулах зимогенных клеток определены белки (Jangoux, Perpéet, 1972a) и триптофан (Chan, Fontaine, 1971). Предполагают (Hori et al., 1977), что морфологическая гетерогенность гранул может отражать биохимическую: разные типы гранул содержат неодинаковые наборы гидролитических ферментов.

Учитывая ультраструктуру гранул, а также многочисленные биохимические исследования (Camacho et al., 1970; Peng, Williams, 1973, и др.), гранулы секреторных клеток можно рассматривать как действительно зимогенные, содержащие пищеварительные ферменты в неактивной форме.

Ректальный вырост

Во внутреннем эпителии ректальных выростов содержится два типа клеток — слизистые и экскреторные. Строение первых сходно со структурой слизистых клеток желудка.

На апикальной поверхности экскреторных клеток хорошо развиты микроворсинки длиной до 2 мкм, в каждой клетке есть 1 жгутик; в апикальной цитоплазме очень много пиноцитозных пузырьков и вакуолей. Основная особенность клеток — присутствие большого числа экскреторных вакуолей, округлых образований (диаметром 1.5—2 мкм), содержащих гетерогенный материал (рис. 17, *г*). Вероятно, в ректальных выростах осуществляются процессы реабсорбции воды и выделяются ненужные продукты обмена.

Таким образом, функции желудка, пилорического и ректального выростов морских звезд весьма сложны.

Желудок ранее рассматривался лишь как транспортный орган. Функция транспорта действительно присуща всем клеткам эпителия желудка морских звезд. Жгутики выявлены нами практически во всех элементах — в типичных клетках, специализированных и даже в слизистых, где они ранее описаны не были. На светооптическом уровне в типичных клетках был выявлен только один жгутик, а в специализированных — от двух до шести (Anderson, 1966; Jangoux, Perpéet, 1972a; Воробьев, Лейбсон, 1976); при электронномикроскопическом исследовании в типичных и слизистых клетках нами определено два, а в специализированных — до восьми жгутиков. Специализированные клетки, содержащие наибольшее число жгутиков, топографически выделены в особые зоны. Все это создает возможность направленных движений частиц и жидкости внутри желудка.

Такое развитие жгутикового аппарата не случайно — в этом объемистом органе мешковидной формы, со слабо развитыми мышечными слоями, вряд ли возможны перистальтические движения. Структурные адаптации в желудке направлены на создание возможности его сильного растяжения и эвертирования (учитывая особенности пищевого поведения большинства звезд). Именно поэтому в желудке хорошо развита наружная и внутренняя ретракционная системы мышц; с этим явлением связано и развитие коллагеновых и эластических волокон в гемальном пространстве; не случайно и формирование мощных пучков микротрубочек. У тех же форм, которые питаются частицами, поступающими с притоком, еще больше усиливаются транспортные механизмы — развиваются специальные нагнетающие органы (карманы Тидемана), обеспечивающие циркуляцию веществ.

Транспортная функция желудка, однако, не является основной. Проведенный нами ультраструктурный анализ показал, что практически для всех клеток выстилающего эпителия желудка чрезвычайно характерны процессы абсорбции; об этом свидетельствуют многочисленные микроворсинки на апикальной поверхности, множество полиморфных пиноцитозных

пузырьков и вакуолей как в цитоплазме, так и в межклеточных пространствах.

Обнаруженные нами фагоцитарные вакуоли в типичных и слизистых клетках, по-видимому, являются аутофагическими, а не свидетельствуют о внутриклеточном переваривании. Явления аутофагоцитоза вполне объяснимы в свете предложенной нами гипотезы о возможности взаимного превращения типичных и слизистых клеток. Очевидно, популяцию клеток в желудке можно рассматривать как единую, об этом свидетельствуют и авторадиографические данные (Воробьев, Лейбсон, 1974, 1976).

Этапы полостного переваривания происходят в желудке за счет собственных ферментов зимогенных клеток и за счет ферментов многочисленных зимогенных клеток пилорического выроста.

Пилорический вырост является органом, основная функция которого — внутриклеточное переваривание, абсорбция и накопление запасных веществ в виде липидов, гликогена и белка. Вряд ли возможно сколько-нибудь существенное полостное переваривание в самом пилорическом выросте, если учесть, что просвет этого железистого органа столь незначителен (рис. 11, *б—г*). Многочисленные складочки резко увеличивают прежде всего поверхность абсорбции; эта функция чрезвычайно характерна для клеток пилорического выроста: микроворсинки здесь наиболее хорошо развиты и имеют правильное регулярное расположение.

Механизм переваривания пищи морскими звездами может быть следующим. Полупереваренная пища из желудка попадает в центральный пилорический проток, откуда с помощью специальных жгутиковых клеток транспортируется в боковые карманы пилорических дивертикулов. В этих участках полупереваренный материал фагоцитируется пищеварительными клетками. Продукты переваривания абсорбируются теми же клетками, где они частично утилизируются на собственные нужды (построение мембран, формирование белкового секрета в зимогенных клетках), частично откладываются в виде запасных веществ (гликоген, липиды, белковые гранулы), а частично транспортируются с помощью целомического эпителия в перивисцеральную целомическую жидкость, откуда метаболиты разносятся по всему телу.

Таким образом, печеночный вырост — сложный мультифункциональный орган, сочетающий функции внутриклеточного переваривания, абсорбции, секреции и накопления. Мультифункциональность органа находит отражение и в мультифункциональности составляющих его клеточных элементов; этому способствует ярко выраженная полярная дифференцировка строения клеток апикальных, центральных и базальных участков.

Интерпретация функционирования ректальных выростов весьма сложна. Во многих отношениях эпителиальные клетки слепых ректальных выростов сходны с пищеварительными клетками пилорических выростов морских звезд (наличие микроворсинок и жгутиков, большое число пиноцитозных пузырьков, фагоцитарные вакуоли). На это сходство указывает и Жангу (Jangoux, 1972; Jangoux, Perpéet, 1972 b), отмечая при этом, что подобное структурное сходство по крайней мере частично может сопровождаться и сходством функции, и рассматривая ректальные выросты как пищеварительные органы. Изучение тонкой структуры показало, однако, что фагоцитарные вакуоли клеток ректальных выростов существенно отличаются от пищеварительных вакуолей клеток пилорических выростов. Матрикс их чаще всего плотный и гомогенный, размеры очень однообразны, проследить динамику изменения их структуры невозможно.

Мы склонны рассматривать фагоцитарные вакуоли клеток ректальных выростов как экскреторные.

Недавно было показано, что при инъекции красителя (хлор-фенол-руж) в полость целома морской звезды *Asterias rubens* (Jangoux et al., 1975) в ректальных выростах накопление красителя происходит в 2—3 раза активнее, чем в пилорических; в других органах накопления красителя не происходило. Эти экспериментальные данные также подтверждают экскреторную функцию ректальных выростов.

Структура ректальных выростов изучена лишь у представителей сем. Asteriidae (Jangoux, 1972). Учитывая, что некоторые морские звезды не имеют этих выростов, а у других эти органы необычайно разнообразны как по размерам, так и по форме, окончательное определение их точной функции еще преждевременно; для этого необходимо сравнительное изучение ректальных выростов у широкого круга морских звезд.

Глава 4

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКИХ ЕЖЕЙ (ECHINOIDEA)

АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

В отличие от других иглокожих, у морских ежей отсутствуют лучи и щупальца, участвующие в поисках и добывании пищи. Для этих целей у правильных морских ежей (Regularia) развивается специальное приспособление — Аристотелев фонарь, сложная структура, подробно описанная в известных руководствах (Cuénot, 1948; Федотов, 1951; Hyman, 1955). Аристотелев фонарь состоит из сети косточек, поддерживающих 5 вертикально расположенных и непрерывно растущих зубов. Зубы могут двигаться за счет мускулатуры, и эти движения дополняются перемещением всего фонаря. Эта структура обладает определенной степенью ротационных движений, и зубы могут заходить друг на друга для перетирания пищевого материала (Cobb, Laverack, 1966).

У правильных морских ежей централько расположенный рот ведет в буккальную полость, которая продолжается в глотку, распространяющуюся до аборальной поверхности фонаря; далее начинается узкий пищевод, за ним более широкий, несколько уплощенный длинный желудок. Желудок делает в полости тела почти полный оборот по часовой стрелке и переходит в кишечник, который совершает полный оборот в обратном направлении. Пищеварительный тракт заканчивается короткой прямой кишкой и анусом на аборальной поверхности панциря. Следует отметить, что наименование отделов пищеварительного тракта весьма произвольно — «желудок и кишечник»; «нижний и верхний кишечник»; «тонкий и толстый кишечник» (Hyman, 1955). Желудок и кишечник имеют фестончатый вид и прикреплены к стенке тела брыжейками.

У большинства правильных ежей имеется сифон — узкая трубочка, начинающаяся вблизи соединения желудка с пищеводом, проходящая параллельно желудку и вновь соединяющаяся с кишкой в месте перехода желудка в кишечник. У некоторых правильных ежей (о. Aulodonta) сифон отсутствует; вместо него имеется сифональная бороздка, идущая по всей длине желудка (Holland, Ghiselin, 1970).

Тенденция тела неправильных морских ежей (Irregularia) к сжатию сопровождалась укорочением области кишки, предшествующей соединению пищевода и желудка. У Clypeastroidea укорачивается и глотка и пищевод, анус перемещается на аборальную поверхность; у Spatangoida Аристотелев фонарь и глотка исчезают, остается только короткий пищевод. Строение других отделов пищеварительной системы сходно с таковой правильных ежей, за незначительным исключением: желудок делает лишь половину оборота до места, где сифон впадает в кишку, а кишечник после полного круга совершает второй оборот в обратном направлении. У некоторых видов неправильных морских ежей имеется два сифона.

У неправильных ежей укорочение частей кишечника, содержащего слизистые клетки (глотка, пищевод) приводит к уменьшению числа слизистых клеток в целом (Holland, Ghiselin, 1970); при этом возрастает

продукция эпидермальной слизи у Clypeastroidea (Chia, 1969b) и Spatangoida (Nichols, 1959; Chesher, 1963).

Истинная функция сифона остается неясной, хотя на эту тему выполнено много исследований. Отмечено, что вдоль сифона вместе с током воды проходят сокращения (Henri, Lalou, 1903). Полагали, что его функцией может быть респираторная (Chadwick, 1900; Stott, 1955). Однако в последующем мнение о респираторной функции сифона не было подтверждено (Farmanfarmaian, 1966): при изоляции пищеварительного тракта от окружающей морской воды значительных изменений в дыхании не происходило.

По другим данным (Cuénot, 1948), через сифон проходит избыток воды, поступающей в желудок; тем самым предупреждается избыточное разведение ферментов, действующих внутри желудка. Для оценки роли сифона были проведены специальные эксперименты (Stott, 1955), подтвердившие это мнение. Морских ежей помещали в подкрашенную метиленовым синим морскую воду и оценивали окрашивание различных отделов пищеварительного тракта; из всех органов только желудок не окрашивался. Полученные факты свидетельствуют о том, что вода, поступающая в ротовую полость и пищевод, минуя желудок, через сифон проходит в кишечник; сифон, таким образом, является необходимым приспособлением у морских ежей, животных с длительным периодом переваривания. Однако функцию сифона нельзя еще считать окончательно выясненной.

У морских ежей хорошо развита гемальная система (Burton, 1964). В системе кишечной трубки имеются обширная сеть гемальных лакун и два краевых синуса, проходящих вдоль внутреннего и наружного краев желудка и кишечника; синусы связаны с аксиальным гемальным комплексом. Функциональное значение этих взаимосвязей еще дискутируется.

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Морские ежи — важная часть экологической структуры литоральной зоны (Moore, 1966). Доминируя в сообществе макрофитов, правильные морские ежи оказывают серьезное влияние на количество и видовое разнообразие морских растений (Leighton et al., 1966; Jones, Kain, 1967; Himmelman, 1969; Paine, Vadas, 1969; Camp et al., 1973; Ogden et al., 1973). Морские ежи в значительной степени определяют обилие и распространение бентосных водорослей на мелководьях. Вопросам взаимосвязи морских растений и морских ежей посвящен специальный обзор (Lawrence, 1975); центральное место в обзоре занимают таблицы со списками видов правильных морских ежей и пищевых объектов, потребляемых ежами в природных условиях.

Экологическое значение этих «пасущихся» животных нельзя недооценивать. Количество уничтожаемых ими водорослей может быть весьма значительным (Schaefer, 1964; Randall, 1965). *Echinus esculentus*, например, ощипывает около 2 $см^2$ поверхности в час; в результате в год очищается около $^1/_3$ скалы (Forster, 1959). Нужно учесть, что на уничтожаемых ежами водорослях часто нерестятся другие беспозвоночные (Muntz et al., 1965). Морские ежи и сами служат пищей для многих животных: морских звезд, ракообразных, гастропод, рыб, птиц (Lawrence, 1975).

Правильные морские ежи питаются главным образом растительной пищей (водоросли), хотя многие из них всеядны. Пищей морским ежам могут служить гидроиды, трубчатые черви, губки, асцидии и различные мертвые остатки органического вещества (Scott, 1901; Eichelbaum, 1909; Blegvad, 1915; Weese, 1926; Lasker, Giese, 1954; Lewis, 1964; Lawrence, 1975). Глубоководные ежи (сем. Echinothuridae) питаются илом (Lewis, 1963).

Таким образом, пища правильных морских ежей весьма разнообразна

и зависит от региона и субстрата, на котором они обитают (подробнее см. обзор: Lawrence, 1975).

Важную роль в питании правильных морских ежей играет Аристотелев фонарь и весь комплекс связанных с ним приспособлений. Кроме того, показано (Stott, 1955), что амбулакральные ножки чувствительны к присутствию водорослей, способствуют удерживанию пищи и их действие коррелировано с ритмичным открыванием и закрыванием зубов. Существенное значение в питании морских ежей приобретают также педицеллярии и иглы, которые могут захватывать мелкие организмы. Механизмы питания правильных морских ежей описаны достаточно подробно (Lawrence, 1975).

Особенностью питания морских ежей, которая, по-видимому, уникальна, является образование в пищеварительном тракте дискретных правильных пищевых шариков (pellet), покрытых стабильной слизистой оболочкой, остающейся интактной при пассаже от глотки до ануса. При исследовании слизи, покрывающей пищевые шарики, была показана ее устойчивость к перевариванию при инкубации с трипсином, пепсином, папаином и гиалуронидазой (Buchanan, 1969).

Слизистое покрытие играет важную роль в защите деликатной стенки кишки от острых частиц, которые могут быть в пище. Существенны также преимущества при дефекации: выводимый материал имеет вид компактных «скользких» шариков, которые легко выделяются на аборальной поверхности.

Неправильные морские ежи (о. Spatangoida, Clypeastroidea) питаются другими способами. Эти виды живут в песчаных норках, и у некоторых из них отсутствует Аристотелев фонарь. В содержимом их кишечника много донного материала с песком, диатомовые, фораминиферы, фрагменты червей, моллюсков, кишечнополостных (Eichelbaum, 1909; Gislén, 1924).

Пищевое поведение неправильных ежей иное. У них имеются длинные фронтальные амбулакральные ножки, которые выставляются из норки; к ним прилипают мелкие частицы.

У *Mellita sexiesperforata* песок, попадающий на аборальную поверхность, сортируется специальными иглами и выносится к амбулакральным дорожкам, откуда попадает в рот (Goodbody, 1960). С другой стороны, песчаных гранул в кишке *M. quinquiesperforata* не обнаружено (Hyman, 1958).

А. Н. Мироновым (1974) приведены данные об особенностях питания и поведения неправильных морских ежей Meridosternata. Эти ежи — детритофаги, частицы грунта захватываются пищевыми амбулакральными ножками, окружающими ротовое отверстие, или с помощью игл, покрывающих края и стенки орального желобка. Плоские ежи *Dendraster excentricus* захватывают частицы пищи путем их осаждения из тонкого придонного слоя воды с помощью токов, создаваемых действием многочисленных ресничек на поверхности панциря ежа (MacGinitie, MacGinitie, 1949). Токи, возникающие на спинной стороне тела животного, переходят затем на брюшную сторону, где, сливаясь друг с другом, выносят пищевые частицы ко рту; данных о составе пищи у этих ежей не приводится.

Позднее было подтверждено, что *D. excentricus* питается реснично-слизистым способом, и показано, что слизь секретируется железистыми клетками пищеварительного тракта и амбулакральных бороздок (Chia, 1969b). Пища *D. excentricus* состоит из кусочков зеленых водорослей и гранул песка диаметром 0.5 мм.

Недавно, однако, было показано (Timko, 1976), что использование игл и амбулакральных ножек более существенно для сбора пищи, чем для питания реснично-слизистым способом. В пищеварительном тракте *D. excentricus* обнаружены настолько крупные частицы, что, по мнению Тимко (Timko, 1976), они не могут транспортироваться с помощью ресничек. Ею выявлена способность *D. excentricus* активно захватывать мелких

беспозвоночных (мизиды, амфиподы, копеподы). Питание *D. excentricus* зависит от сезона; в летнее время, например, в пище преобладают диатомовые.

У близкого к *Dendraster* вида *Echinarachnius parma* исследован состав содержимого кишечника (Соколова, Кузнецов, 1960). Основную часть содержимого составил тонко отсортированный детрит с примесью частиц мелкого песка, встречались отдельные щетинки полихет, фрагменты ракообразных, спикулы губок, створки диатомей, единичные фораминиферы. *E. parma* улавливает мелкие пищевые частицы из придонного слоя воды. По классификации, предложенной Е. П. Турпаевой (1953), этих животных можно отнести к группе седиментаторов. М. Н. Соколова и А. П. Кузнецов (1960) полагают, что способ питания плоских морских ежей в известной степени объясняет их приуроченность к мелководным районам со значительными придонными течениями и промываемыми песчанистыми грунтами. В таких местах ежи получают достаточное количество пищи в виде приносимой над дном взвеси, что и обеспечивает существование там огромного числа особей.

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

В ранних работах показано присутствие в пищеварительном тракте морских ежей протеазы, амилазы, инвертазы и диастазы (Scott, 1901; Roaf, 1909; Heyde, van der, 1922; Weese, 1926); pH содержимого кишечника, по данным разных авторов, варьирует от 5.8 до 7.2.

Как известно, водоросли содержат ряд веществ (галактан, альгиновая кислота, агар), переваривание которых может осуществляться либо специальными ферментами, либо бактериями и простейшими. Подробно эти вопросы рассмотрены в специальной работе (Lasker, Giese, 1954) на примере *Strongylocentrotus purpuratus*. Показано наличие в кишечнике протеазы, амилазы и иридофиказы (переваривающей галактан), но не выявлены ферменты, гидролизующие агар; предполагают, что переваривание последнего осуществляется с помощью бактерий. Позднее были обнаружены альгиндеполимераза (Eppley, Lasker, 1959), альгиназа (Franssen, Jeuniaux, 1965; Favorov, Vaskovsky, 1971), целлюлаза (Yokoe, Yasumasu, 1964), α- и β-глюкозидазы (Lewis, 1964). Довольно подробно исследовано переваривание полисахаридов водорослей экстрактами кишечника пурпурных морских ежей Strongylocentrotus purpuratus (Lasker, Giese, 1954; Lasker, Boolootian, 1960; Farmanfarmaian, Phillips, 1962; Boolootian, Lasker, 1964). Показано, что пищеварительный тракт морских ежей и его бактериальная флора содержат ферменты, способные гидролизовать некоторые полисахариды водорослей: альгин, агар, иридофицин.

Дифференцированное исследование ферментов, их специфической активности начато однако лишь недавно. Обнаружено, например, полное отсутствие активности протеазы в кишечнике *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* (Kozlovskaya, Vaskovsky, 1970). Очевидно, источником пищеварительных ферментов является желудок. Попытки сопоставления качественного состава ферментов с потребляемой пищей еще не позволяют сделать какие-либо определенные выводы.

Достаточно полно работы по физиологии и биохимии пищеварения, проведенные в последнее время, рассмотрены в обзоре Лоуренса (Lawrence, 1975). До сих пор неясно, действует ли ряд ферментов, переваривающих компоненты водорослей в кишечнике морских ежей, самостоятельно или вкупе с аналогичными ферментами населяющих кишечник бактерий. Не все компоненты водорослей могут перевариваться; так, в экстрактах кишечника *S. purpuratus* не выявлены ферменты, способные переваривать ламинарии и фукоиды (Huang, Giese, 1958).

На присутствие бактерий в кишечнике и возможность их участия в процессе переваривания водорослей указывалось неоднократно (Weese,

1926; Lasker, Giese, 1954; Eppley, Lasker, 1959; Farmanfarmaian, Phillips, 1962; Castro, 1969).

Роль бактерий в утилизации морских водорослей недавно вновь подробно исследована (Prim, Lawrence, 1975). Показано, что бактерии из кишечника правильных морских ежей *Lytechinus variegatus* и *Arbacia punctata* разлагают морские водоросли Ulva lactuca и Eucheuma undum, тогда как водоросли Caulerpa prolifera устойчивы к воздействию бактерий. Бактерии из кишечника неправильных морских ежей *Mellita quinquiesperforata* и *Encope abberrans* вообще не действовали на какие-либо морские растения. Предполагается, что способность переваривать компоненты водорослей бактериями из кишечника правильных ежей и отсутствие таковой в кишечнике неправильных ежей в целом соответствует их пищевому поведению. Правильные морские ежи *L. variegatus* и *A. punctulata* относятся к растительноядным формам, хотя могут использовать и другие виды пищи (Harvey, 1956; Moore et al., 1963), тогда как способ питания исследованных неправильных ежей — реснично-слизистый (Kier, Grant, 1965; Moss, Lawrence, 1972). Однако и эти данные еще не являются прямым доказательством участия бактерий в процессе переваривания у морских ежей.

Описана также способность морских ежей к абсорбции растворенных органических веществ из воды (Pequignat, 1969).

Исследования распределения различных форм пищи в структурах тела морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* с применением радиоуглеродного метода показали, что около 70% усвоенных водорослей включается в биосинтез внутренних органов, а свыше 80% потребляемых растворенных органических веществ накапливается наружными структурами тела (Холодов, 1975). Недавно была описана особая форма питания у правильных и неправильных ежей (Pequignat, 1966, 1968, 1970, 1972; Pequignat, Tiffon, 1967) — наличие «кожного пищеварения». Переваривание мелких животных и частиц в этом случае осуществляется поверхностным эпителием; в амбулакральных ножках обнаружены протеаза и амилаза; в процесс контактного переваривания вовлекается эпидермальная слизь и целомоциты. Вряд ли можно согласиться с тем, что «кожному пищеварению» у неправильных морских ежей придается исключительное значение, а пищеварительный тракт рассматривается как орган всасывания (Pequignat, 1970).

Процессы абсорбции и транспорта переваренной пищи в кишечнике морских ежей изучены недостаточно. Подробный анализ данных литературы приводится в обзоре Лоуренса (Lawrence, 1975). Ряд авторов предполагает, что в процессе переваривания и транспорта питательных веществ значительная роль принадлежит амебоцитам (Kindred, 1926; Stott, 1955; Boolootian, Lasker, 1964). По мнению Стотта (Stott, 1955), внутри агранулоцитов происходит внутриклеточное переваривание, а абсорбция и транспорт питательных веществ осуществляются гранулоцитами через гемальную систему; клетками желудка выделяются внеклеточные ферменты, кишечник и ректум рассматриваются лишь как органы, необходимые для выведения воды из сифона и непереваренной пищи из желудка.

На основе анализа ряда работ (Weese, 1926; Lasker, Giese, 1954; Bennet, Giese, 1955; Eppley, Lasker, 1959; Lasker, Boolootian, 1960; Farmanfarmaian, Phillips, 1962) была предложена иная интерпретация переваривания пищи у пурпурных морских ежей (Boolootian, Lasker, 1964). По мнению этих авторов, животные адаптированы к питанию бурыми и красными водорослями и содержат ферменты, способные переваривать белки и полисахариды водорослей; уникальной циркуляторной системой для морских ежей является гемальная система, обеспечивающая распределение целомоцитов во всех тканях; целомоциты осуществляют абсорбцию и распределение питательных веществ к различным тканям.

Предположение о том, что целомоциты участвуют в транспорте питательных веществ, однако, недостаточно подтверждено экспериментальными данными. Фагоцитоз чужеродного материала (уголь, кармин, частицы жира) и его отложение в определенных тканях не может во всех случаях моделировать естественный транспорт веществ. Известно, например, что фагоцитарные клетки захватывают также непищевые, инертные частицы (латекс) (Sbarra, Karnovsky, 1959, 1960). Исследования, связанные с инъекцией таких веществ, как сахар или сахарат железа, также не могут служить хорошими показателями процесса переноса метаболитов при переваривании и абсорбции пищи (Lasker, Giese, 1954; Stott, 1955).

Наиболее близко к естественным условиям проведен эксперимент на морских ежах *Strongylocentrotus purpuratus* с кормлением меченными по C^{14} водорослями (Farmanfarmaian, Phillips, 1962). Установлено, что основным местом переваривания веществ является пищевод и первая половина желудка, где находятся ферменты, способные гидролизовать агар; возможности переноса питательных веществ через гемальную или водно-сосудистую систему не выявлено; этот процесс осуществляется перивисцеральной жидкостью. Очевидно, наиболее существенное значение в транспорте веществ имеет перивисцеральная жидкость: она занимает большой объем, омывает все внутренние органы, циркуляция в ней поддерживается жгутиками целомического эпителия. В жидкости имеется несколько видов амебоцитов (Boolootian, Giese, 1958); плазма целомической жидкости содержит азотистые компоненты, углеводы, жиры (Giese et al., 1958; Hyman, 1955) и тот же солевой состав, что и морская вода.

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Исследования, проведенные с помощью световой микроскопии (Hamann, 1887; Chadwick, 1900; Hyman, 1955; Stott, 1955; Fuji, 1961; Boolootian, 1964; Holland, Nimitz, 1964; Lewis, 1964; Anderson, 1966), показали, что на всем протяжении стенка пищеварительного тракта правильных морских ежей имеет сходное строение. Она состоит из внутреннего эпителия, соединительнотканного слоя, включающего гемальные пространства и скопления нервных клеток, продольных и циркулярных мышечных волокон и наружного целомического жгутикового эпителия. В различных отделах пищеварительного тракта меняется главным образом лишь строение внутреннего эпителиального слоя.

Характер эпителиальной выстилки отражает функциональную специализацию различных отделов пищеварительного тракта. Так, в пищеводе *Strongylocentrotus purpuratus* (Holland, Nimitz, 1964) и *Echinus esculentus* (Stott, 1955) описан один тип, а у *S. intermedius* (Fuji, 1961) и *S. franciscanus* (Boolootian, 1964) — два типа слизистых клеток; наличие слизи в пищеводе облегчает продвижение пищевых частиц. Эпителиальные клетки желудка содержат мелкие секреторные гранулы, выделяющие, как полагают (Stott, 1955; Fuji, 1961; Holland, Nimitz, 1964), внеклеточные пищеварительные ферменты. В кишечнике секреторные клетки отсутствуют; здесь происходит абсорбция и выведение непереваренных остатков. В базальных участках эпителия обнаружены гликоген и липиды (Fuji, 1961). Толщина кишечной стенки зависит от веса и возраста животного (Holland, Nimitz, 1964).

Слизистые клетки описаны у различных видов ежей: *Echinus esculentus* (Stott, 1955; Buchanan, 1969), *Strongylocentrotus intermedius* (Fuji, 1961), *S. purpuratus* (Holland, Nimitz, 1964), *Diadema antillarum* (Lewis, 1964). В одной из недавних работ исследованы слизистые клетки у 37 видов ежей (Holland, Ghiselin, 1970); в содержании и распределении слизистых клеток отмечены видовые различия. У правильных ежей отряда Cidaroidea слизистые клетки определены в глотке, пищеводе, желудке, кишечнике и ректуме, тогда как у правильных ежей отрядов Aulodonta, Lepidocentroida,

Stirodonta и Camarodonta — только в глотке и пищеводе и лишь у некоторых видов в кишечнике и ректуме.

Сифональные бороздки и сифон не содержат слизистых клеток. Полагают (Holland, Ghiselin, 1970), что наличие сифональных бороздок и присутствие слизистых клеток во всех отделах пищеварительного тракта — примитивные черты. Эти авторы считают, что пищеварительный тракт Echinoidea имеет следующие тенденции в эволюционном развитии: утрата слизистых клеток в желудке, кишечнике и прямой кишке; замена сифональной бороздки сифоном; исчезновение разницы в типах слизи в глотке и пищеводе. Эти явления, очевидно, функционально обусловлены и необратимы: закрытый сифон, например, более совершенен, чем открытая бороздка.

О строении пищеварительной системы неправильных морских ежей имеются лишь общие сведения в руководствах по зоологии (Догель, 1947; Cuénot, 1948; Федотов, 1951, и др.). Недавно кратко описана анатомия и гистология пищеварительного тракта двух неправильных морских ежей *Spatangus purpureus* и *Brissopsis lyrifera* (Чухчин, 1971). В отличие от правильных морских ежей, у этих животных обнаружены особые железы, открывающиеся в среднюю кишку. По мнению В. Д. Чухчина, в железах могут вырабатываться пищеварительные ферменты. Из других особенностей следует отметить значительно меньшую высоту эпителия в кишечнике неправильных ежей. У *S. purpureus,* например, высота эпителия в различных участках 20—70 мкм, а у *B. lyrifera* — 4—50 мкм. Возможно, впрочем, что это связано со сравнительно небольшими размерами исследованных животных. В разных участках эпителия кишечника имеются слизистые клетки, в субэпителиальном слое обнаружены железистые элементы.

Аналогичные данные получены для *S. purpureus* (Koehler, 1883). Функциональная интерпретация этих вариаций затруднительна.

Эпителий, выстилающий пищеварительный тракт, выполняет, помимо основной, функцию накопления гликогена и липидов (Giese, 1961; Fuji, 1961; Farmanfarmaian, Phillips, 1962; Lawrence et al., 1966). Циклические изменения в содержании жиров и углеводов связаны либо с количеством потребляемой пищи, либо с репродуктивным циклом (Bennet, Giese, 1955; Giese et al., 1958; Greenfield et al., 1958). При голодании происходит снижение количества липидов (Giese, 1961; Lawrence et al., 1966; Pearse, Giese, 1966; Lawrence, 1970) и гликогена (Boolootian, 1964; Lawrence et al., 1966). Отмечены также сезонные изменения в питании ежей (Moore, 1937; Fuji, 1962, и др.).

Сведения об ультраструктуре кишечного эпителия морских ежей фрагментарны. Исследованы лишь экзокринные клетки желудка морских ежей *Strongylocentrotus purpuratus* (Holland, Lauritis, 1968). На светооптическом уровне эти клетки были описаны как зимогенные (Anderson, 1966). Отмечено (Holland, Lauritis, 1968), что зимогенная природа гранул в секреторных клетках морских ежей еще не доказана; учитывая отсутствие каких-либо других секреторных элементов в стенке желудка морских ежей, эти клетки названы ими экзокринными. В надъядерной области экзокринных клеток ими описаны сферические гранулы диаметром 0.5—1.0 мкм; в околоядерной зоне многочисленны цистерны гранулярной эндоплазматической сети и свободные рибосомы. В базальных отделах клеток локализируются митохондрии; гранулы окружены мембраной и имеют мелкозернистое содержимое.

В пищеводе морских ежей *Heliocidaris erythrogramma* выявлен один тип слизистых клеток (Cobb, 1969); в цитоплазме много пузырьков диаметром около 1 мкм. Основание клеток имеет вид тонких отростков, пенетрирующих внутреннее нервное сплетение и прилегающих к базальной мембране. Основное внимание в этой работе уделено описанию внутреннего и наружного нервных сплетений. Внутреннее нервное сплетение прилежит

к базальным отросткам слизистых эпителиальных клеток; наружное примыкает к целомическому эпителию.

Таким образом, сведения о строении пищеварительного тракта морских ежей весьма немногочисленны; тонкая структура клеток, выстилающих различные отделы пищеварительного тракта, практически не изучена. Много неясного остается и в вопросах функционирования пищеварительного тракта, его роли в процессе переваривания и транспорте питательных веществ. Ниже изложены результаты исследования пищеварительного тракта морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*, составляющих важную часть экологической структуры литоральной зоны Мурманского побережья Баренцева моря (Пропп, 1974, 1977). Общая характеристика вида *S. droebachiensis* (Camarodonta: Strongylocentrotidae) подробно описана (Haströn, Lönning, 1967; Jensen, 1974; Баранова, 1974, 1977). *S. droebachiensis* относится к всеядным ежам, а питание его зависит от тех субстратов, на которых он обитает в различных регионах (Scott, 1901; Blegvad, 1915; Awerinzew, 1911; Weese, 1926; Eichelbaum, 1909; Lawrence, 1975).

Нами проведен подробный светооптический и электронномикроскопический анализ строения различных отделов пищеварительного тракта *S. droebachiensis* (Филимонова, 1975а, 1975б; Филимонова, Токин, 1975, 1976; Токин, Филимонова, 1976а, 1976б, 1977а, 1977б).

СВЕТООПТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКИХ ЕЖЕЙ *STRONGYLOCENTROTUS DROEBACHIENSIS*

Общепринята классификация отделов пищеварительного тракта морских ежей, согласно которой он подразделяется на глотку, пищевод, кишку и ректум. Кишка имеет две петли; первая петля делает один оборот по часовой стрелке, вторая — против часовой стрелки и заканчивается прямой кишкой на аборальной стороне. Первый оборот кишки обычно называют желудком, второй — кишечником.

Стенка пищеварительного канала на всем протяжении состоит из наружного целомического жгутикового эпителия, слоя циркулярных и продольных мышечных волокон, соединительнотканного слоя (включающего гемальные синусы и скопления нервных клеток) и внутреннего эпителия, представленного одним слоем необычно высоких и тонких эпителиальных клеток. Толщина кишечной стенки определяется главным образом высотой внутреннего эпителия. Ниже основное внимание будет уделено строению внутреннего эпителиального слоя и рассмотрена структура его в пищеводе, желудке и кишке.

Пищевод

Пищевод обладает радиальными бороздками, благодаря чему внутренний эпителий имеет складчатое строение. Эпителий образует хорошо развитые ворсинкоподобные сосочки с углублениями (криптами) на боковых поверхностях (рис. 18, *а*). Общая высота стенки пищевода 160—220 мкм, тогда как высота эпителия составляет в среднем 150 мкм, уменьшаясь до 60 мкм в области крипт. Ядра в эпителии располагаются в виде двух более или менее компактных групп. Верхняя ядерная зона занимает около 30 мкм и состоит из удлиненных плотных ядер диаметром по длиннику до 7 мкм, расположенных в 3—5 рядов. В нижней ядерной зоне ядра расположены менее компактно. В этих участках ядра более светлые, округлые, диаметром порядка 6 мкм; они содержат довольно крупные и плотные ядрышки. Эпителий представлен узкими (в поперечнике 2—4 мкм), высокими (60—150 мкм) клетками, расположенными на базальной мембране. Лишь в апикальной зоне диаметр клеток возрастает до 5—6 мкм.

Эпителий пищевода состоит из двух основных типов клеток. К первому типу можно отнести слизистые железистые клетки. В апикальной области их цитоплазма имеет бокаловидную форму (рис. 18, *а, б*), затем она резко суживается, несколько расширяясь лишь в околоядерной зоне. Апикальные участки заполнены гомогенным секретом, слабо окрашивающимся гематоксилином (рис. 18, *а*). Секрет слизистых клеток сильно окрашивается с помощью ПАС-реакции, диффузно, либо в виде мелких, плотно упакованных гранул. ПАС-положительный секрет концентрируется также в области крипт. Помимо апикальной зоны гранулы секрета определяются в среднезональной части цитоплазмы и прослеживаются вплоть до нижней группы ядер. В околоядерной области обнаружены ПАС-положительные мелкие гранулы, сгруппированные в виде узких палочковидных телец. При проведении контрольной реакции со слюной ПАС-положительная окраска в слизистых клетках полностью сохраняется. При окраске альциановым синим секрет слизистых клеток окрашивается в сине-зеленый цвет, а при окраске толуидиновым синим (при нейтральном значении pH) слизистые клетки либо вообще не окрашиваются метахроматически, либо метахроматически окрашивается лишь апикальная зона: степень метахромазии в разных клетках сильно варьирует. При окраске толуидиновым синим при pH 2 слизистые клетки метахроматически не окрашиваются. Метахромазия слизистых клеток исчезает также при проведении сульфатирования. Таким образом, содержимое слизистых клеток по характеру секрета можно отнести к смеси нейтральных и кислых мукополисахаридов, причем кислый характер слизь приобретает лишь в апикальной зоне. Количество кислых мукополисахаридов в разных клетках, по-видимому, неодинаково.

Ко второму типу секреторных клеток относятся базофильные гранулярные клетки. Они перемежаются со слизистыми железистыми (рис. 18, *а*) и локализуются, кроме того, в области крипт. Секрет состоит из сильно базофильных гранул, сосредоточенных в небольшой апикальной зоне, имеющей вид треугольника, расположенного между соседними слизистыми клетками. Единичные гранулы прослеживаются в узкой апикальной цитоплазме непосредственно в надъядерной зоне верхней группы ядер. Можно предположить, что узкие, овальные ядра верхней зоны относятся именно к этим клеткам. Гранулы базофильных клеток примерно в два раза крупнее гранул слизистых клеток. Базофильные гранулы не окрашиваются с помощью ПАС-реакции (рис. 18, *б*). При окраске толуидиновым синим при pH 7.0 эти гранулы приобретают интенсивный розовато-коричневый цвет и обнаруживают сильную метахромазию при проведении сульфатирования; они окрашиваются метахроматически толуидиновым синим при pH 2.0 и альциановым синим. Таким образом, секрет гранулярных базофильных клеток можно отнести к группе сульфатированных мукополисахаридов.

Небезынтересно, однако, что гранулы чрезвычайно интенсивно, почти в черный цвет, окрашиваются галлоцианином и приобретают ярко-розовую окраску при проведении реакции по Браше, хотя вряд ли можно полагать, что эти гранулы содержат РНК.

Своеобразно окрашивание клеток в области крипт. Здесь, по-видимому, также перемежаются слизистые и гранулярные клетки, однако интенсивность окраски их значительно выше. Характерно также появление крупных вакуолей, часто сливающихся между собой и красящихся сходно с секретом гранулярных клеток. Вакуоли не окрашиваются ПАС-положительно, в то же время в перегородках между ними выявляются ПАС-положительные структуры. Возможно, в криптах происходит окончательное оформление и созревание секреторных продуктов.

В составе эпителия в базальных отделах определяются группы светлых вакуолизированных клеток, имеющих четко выраженную базофилию в околоядерной зоне. Базофильный субстрат содержит РНК, а вакуоли

остаются неокрашенными при проведении любых гистохимических реакций. Функциональное значение этих клеток пока неясно. Базальные отделы эпителия пищевода эозинофильны и содержат пучки фибрилл, тянущихся в околоядерную зону. Внутри эпителия прослеживаются группы нервных клеток, расположенных непосредственно над базальной мембраной.

В пищеводе активность щелочной фосфатазы сравнительно невелика. Практически слабо окрашены лишь очень узкая апикальная зона и единичные гранулоциты. Активность кислой фосфатазы в виде мелких гранул обнаружена в апикальной зоне и в меньшем количестве в базальной и среднезональной областях. Высокая активность кислой фосфатазы характерна для гранулярных амебоцитов.

В составе эпителия всегда имеется то или иное количество мигрирующих амебоцитов и гранулоцитов, содержащих грубые включения красноватого цвета. По-видимому, эти клетки можно отнести к эхинохромсодержащим. Большая часть свободных амебоцитов и различных гранулоцитов сосредоточена в области гемальных пространств, лежащих непосредственно под базальной мембраной (рис. 18, *а*). Величина гемальных синусов варьирует; под ними лежат пучки хорошо развитых продольных и циркулярных мышечных волокон. Снаружи пищевод, так же как и другие отделы, покрыт перитонеальным жгутиковым эпителием.

Обнаружено, что секреторная активность клеток эпителия меняется на протяжении года. Зимой (декабрь—февраль) интенсивность ПАС-реакции в слизистых клетках сравнительно невысока, значительно снижается метахроматическое окрашивание толуидиновым синим. В то же время повышается окраска базофильных гранулярных клеток, особенно клеток, расположенных в области крипт. В базальных участках эпителия определяется значительное количество амебоцитов и гранулоцитов, нагруженных пигментированными структурами.

Весной (март—май) резко возрастает интенсивность ПАС-реакции в слизистых клетках. Характерна гетерогенность структуры слизистых клеток — часть их начинает сильно окрашиваться метахроматически толуидиновым синим. Повышается интенсивность ПАС-реакции не только в апикальной зоне, но и в околоядерной области. Важной особенностью является появление митозов, локализованных чаще всего на боковых поверхностях ворсинкоподобных сосочков. Число мигрирующих амебоцитов в эпителии также увеличивается.

В летний период картина остается сходной. Высокая секреторная активность определяется как в слизистых, так и в гранулярных клетках. Часто встречаются митозы.

В сентябре—декабре интенсивность ПАС-реакции в слизистых клетках снижается. Митозы в этот период встречаются чрезвычайно редко.

Желудок

Эпителий желудка образует выросты типа ворсинок и выстлан очень высокими (120—200 мкм) и узкими (в поперечнике 2—3 мкм) клетками (рис. 18, *г*). Ядра расположены в виде компактного слоя, занимающего среднюю зону эпителия шириной 30—40 мкм. В базальной области встречаются обычно единичные ядра, очевидно принадлежащие мигрирующим соединительнотканным клеткам. Надъядерная область эпителия занимает зону порядка 90—100 мкм. В ней обнаруживаются единичные, чаще дегенерирующие клетки и ядра мигрирующих клеток. Ядра эпителиальных клеток расположены обычно в 4—5 рядов, они вытянутые, овальные, светлые, с хорошо отграниченными глыбками хроматина и довольно крупными ядрышками.

Зона, прилежащая к базальной мембране, эозинофильна, имеет фибриллярное строение. Другие участки базальных отделов обычно вакуо-

лизированы (рис. 18, *г*). В околоядерной зоне клетки несколько различаются. Цитоплазма в части клеток светлая, сильно вакуолизированная. В других она базофильна, окрашивается на РНК и также содержит вакуоли, часто расположенные цепочками. Характерно, что ядра базофильных клеток более светлые, округлые, содержат крупные плотные ядрышки, интенсивно окрашенные на РНК. Узкая базофильная цитоплазма этих клеток прослеживается до апикальной поверхности; вблизи просвета в ней определяются цепочки мелких базофильных гранул. Количество базофильных клеток варьирует в различных участках желудка. В некоторых зонах базофильные клетки полностью отсутствуют; обычно же они перемежаются со светлыми в соотношении примерно один к пяти—десяти. Возможно, эти два типа клеток являются различными функциональными стадиями одной и той же клетки. У других видов ежей описания базофильных клеток мы не встречали.

Наибольший интерес представляет структура апикальной зоны эпителиальных клеток желудка. Поверхность клеток имеет неодинаковое строение в разных участках. В отдельных зонах хорошо различимы жгутики и базальные тельца; они особенно заметны в складочках ворсинок. Обычно имеется невысокая щеточная каемка, слабо окрашивающаяся гематоксилином. Самый поверхностный слой окрашивается с помощью ПАС-реакции, толуидиновым синим при pH 7.0, иногда альциановым синим. После переваривания слюной ПАС-положительное окрашивание поверхностного слоя не исчезает. Таким образом, поверхностный слой, по-видимому, содержит нейтральные мукополисахариды. Зона цитоплазмы, прилежащая к поверхности, обычно несколько уплотнена, эозинофильна, в ней располагаются базальные тельца и корешки жгутиков. Оставшаяся часть цитоплазмы в надъядерной области имеет мелкоячеистое строение, в ней обнаружены очень мелкие, слабо окрашивающиеся гематоксилином гранулы, плохо различимые при окраске бромфеноловым синим. Гранулы очень слабо красятся с помощью ПАС-реакции, тионином (при pH 7.0) и галлоцианином.

В некоторых случаях в апикальной области клеток содержатся довольно крупные базофильные включения, окрашивающиеся метахроматически тионином. Эти включения по морфологическим и тинкториальным свойствам весьма сходны с пигментированными включениями, входящими в состав гранулярных амебоцитов, расположенных в гемальных синусах и в составе эпителия. Вероятно, эти включения представляют собой продукты внутриклеточного переваривания.

В желудке морских ежей выявляется с помощью ПАС-реакции небольшое количество включений гликогена, исчезающих после обработки срезов слюной. Распределение и содержание включений гликогена в эпителиальных клетках сильно варьирует. Следует особо отметить гетерогенность распределения включений гликогена по длиннику желудка. Вероятно, это связано с асинхронным функциональным состоянием клеток в разных участках желудка. Распределение гликогена внутри клетки также варьирует. Иногда глыбки гликогена сосредоточены в базальной и околоядерной областях, в других случаях их распределение ограничено апикальной зоной. Мелкие пылевидные включения обнаружены практически во всех отделах клеток. Такая гетерогенность также может быть обусловлена различным функциональным состоянием клеток. Содержание гликогена несколько варьирует в различные сезоны года. В зимний период (декабрь—февраль) ПАС-реакция довольно интенсивна. В весенний (март—май) содержание гликогена резко снижается. В некоторых случаях глыбки гликогена практически не выявляются, и при проведении ПАС-реакции окрашивается лишь поверхностный слой и базальная мембрана. В летнее время (июль—август) ПАС-реакция продолжает оставаться слабой. Увеличение содержания включений глико-

гена происходит лишь в августе. В осеннем периоде эпителиальные клетки обычно богаты включениями гликогена.

Митозы в эпителиальных клетках желудка, как правило, встречаются лишь в зимний период времени и в небольшом количестве.

Активность щелочной фосфатазы в желудке высокая, она выявляется в надъядерной зоне. При проведении реакции на кислую фосфатазу апикальная надъядерная область окрашивается диффузно, аналогично щелочной фосфатазе, в других зонах клетки определяются довольно крупные редкие гранулы.

В составе эпителия, в его базальном и апикальном отделах встречается то или иное количество агранулярных амебоцитов со светлой вакуолизированной цитоплазмой. Их содержание у разных особей варьирует. Изредка встречаются эхинохромсодержащие амебоциты.

Как уже упоминалось, вдоль желудка тянется сифон. Строение стенки сифона (рис. 18, *в*) аналогично другим участкам пищеварительного тракта. Внутренний эпителий напоминает эпителий кишечника, за исключением того, что здесь не обнаружены жгутики.

Кишка

Эпителий кишечника также формирует небольшие складочки (рис. 18, *д*) и состоит из узких эпителиальных клеток, высота которых снижается по направлению к анальному отделу. Ядра образуют компактную зону, занимающую средние отделы эпителия. Они обычно округлые светлые, диаметром около 5 мкм, с небольшими плотными ядрышками. Область, прилежащая непосредственно к базальной мембране, и узкая апикальная зона эозинофильны. На поверхности клеток обнаружены небольшая щеточная каемка, жгутики, базальные тельца и корешки. Щеточная каемка обычно хорошо окрашивается гематоксилином, тионином, с помощью ПАС-реакции. Характерно образование округлых выростов клеточной поверхности, отшнуровывающихся в просвет. По-видимому, это участки клазматоза.

Основной особенностью цитоплазмы эпителиальных клеток кишки является ее сильная вакуолизация. В базальных областях, лежащих под ядром, вакуоли обычно более крупные, тогда как в надъядерной зоне цитоплазма мелко вакуолизирована. В некоторых случаях вакуоли в надъядерной зоне располагаются цепочками. В апикальной области находятся гранулы типа пигментных, по-видимому представляющие собой остатки непереваренной пищи.

Кишка морских ежей обычно богата включениями гликогена и липидов. Содержание гликогена и липидов сильно варьирует как в различных участках органа, так и в различных участках клетки. Наиболее часто гликоген концентрируется в околоядерной зоне. Сезонные изменения содержания гликогена в кишке неотчетливы.

Особенностью кишки морских ежей по сравнению с другими отделами пищеварительного тракта является наличие большого числа митозов практически во все сезоны года. Митотическая активность усиливается в весенне-летний период. В дистальных отделах кишечника возрастает число пигментсодержащих гранулоцитов и увеличивается гемальное пространство (рис. 18, *е*). Активность щелочной фосфатазы в кишечнике достаточно высокая; фермент выявляется в апикальной области клеток. При окраске на кислую фосфатазу единичные гранулы определяются во всех зонах эпителия, иногда концентрируются в апикальной области клеток.

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭПИТЕЛИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКИХ ЕЖЕЙ *STRONGYLOCENTROTUS DROEBACHIENSIS*

Пищевод

При светооптическом исследовании эпителия пищевода морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* выявлены два основных типа секретирующих слизь клеток; неясным оставалось строение клеток крипт. В единственном электронномикроскопическом исследовании пищевода морского ежа *Heliocidaris erythrogramma* упоминается об одном типе слизистых клеток (Cobb, 1969). Электронномикроскопическое исследование позволило идентифицировать в составе эпителия пищевода *S. droebachiensis* 3 типа клеток.

К первому типу отнесены слизистые железистые клетки (рис. 19, *а*), составляющие основную массу в эпителии ворсинкоподобных сосочков пищевода и встречающиеся также в криптах.

Цитоплазма слизистых клеток в апикальной зоне заполнена округлыми гранулами диаметром 0.4—0.6 мкм, имеющими ограничительную мембрану и плотное мелкозернистое «ядро» (рис. 19, *а*). На периферии гранулы остается электроннопрозрачный ободок. Такое типичное строение гранулы обычно имеют в околоядерной зоне (рис. 19, *б*). По мере продвижения в апикальные участки структура гранул становится весьма гетерогенной. Наряду с вышеописанными появляются гранулы, практически не имеющие мембраны, либо мембрана сохраняется, но матрикс становится умеренно электронноплотным, приобретает хлопьевидную структуру. В криптах обычно содержание таких «атипичных», вероятно, более зрелых, рыхлых гранул, увеличено.

На апикальной поверхности клеток располагаются единичные узкие и короткие микроворсинки (рис. 19, *а*). В отдельных клетках видны базальные тельца и корешки жгутиков. Вероятно, эти клетки снабжены одним жгутиком, хотя на данном материале их пока не удалось проследить. В апикальной области наряду с гранулами встречаются единичные пузырьковидные структуры гранулярной эндоплазматической сети и митохондрии. Митохондрии обычно округлые, мелкие, диаметром порядка 0.5 мкм, матрикс их умеренно электронноплотный. Митохондрии отличаются слабым развитием крист. Из других структур в апикальной зоне определяются лишь пучки тонких микротрубочек.

Апикальная зона, содержащая плотно упакованные гранулы, занимает довольно большую часть клетки, составляя до 30 мкм по длине и 5—7 мкм в поперечнике. Ниже диаметр клетки уменьшается, расширяясь лишь в околоядерной области. Характерно, что в местах резкого сужения значительного развития достигают пучки микротрубочек (рис. 20, *в*).

В субапикальной зоне располагаются пузырьковидные элементы гранулярной эндоплазматической сети, единичные митохондрии, лизосомоподобные тельца, микротрубочки.

Ядра слизистых клеток овальные, с небольшими плотными ядрышками. Характерными являются значительные выпячивания наружных ядерных мембран, тесно связанные с мешковидными разрастаниями гранулярной эндоплазматической сети (рис. 19, *б*). Гранулярная эндоплазматическая сеть в этих клетках имеет весьма своеобразное строение — она вытягивается вдоль боковых поверхностей клеток, образуя широкие мешковидно расширенные карманы с многочисленными внутренними слепыми выростами (рис. 19, *б*). Величина расширений эндоплазматической сети в отдельных участках достигает 3 мкм. Такое строение эндоплазматическая сеть имеет на значительном протяжении клеток, что на светооптическом уровне создает впечатление присутствия в них крупных вакуолей. Внутри мешковидных расширений обычно содержатся хлопьевидные структуры.

В выростах цитоплазмы, заключенных внутри эндоплазматической сети, прослеживаются пучки микротрубочек, служащие, возможно, для продвижения содержимого по каналам сети.

Основной особенностью клеток является очень сильно развитый комплекс Гольджи (рис. 20, *а, в*). Он располагается в надъядерной зоне, занимая область, примерно равную 3—4 мкм. Комплекс Гольджи состоит из уплощенных цистерн, сгруппированных в пачки, состоящие из 14—16 цистерн, крупных вакуолей и массы микропузырьков. Все 3 компонента чрезвычайно интенсивно развиты. Цистерны Гольджи в ряде клеток расположены параллельно друг другу, формирование секреторных гранул осуществляется в расширяющихся цистернах комплекса Гольджи (рис. 20, *а, в*). Незрелые секреторные гранулы окружены мембраной и имеют хлопьевидное содержимое, которое, уплотняясь, формирует ядро гранулы. Единичные зрелые секреторные гранулы прослеживаются практически во всех отделах клеток.

Типично для слизистых клеток наличие большого числа микротрубочек; часть их разбросана в различных участках цитоплазмы, другие собраны в плотно упакованные пучки. Многие одиночные микротрубочки видны около секреторных гранул. Роль микротрубочек, по-видимому, опорная; можно предположить также, что микротрубочки играют важную роль в продвижении секреторных гранул в апикальные отделы клеток. В базальных участках эпителия встречаются пузырьки и вакуоли гранулярной эндоплазматической сети, липидные включения. Межклеточные пространства достаточно широкие; здесь определяются единичные микропузырьки и мелкие вакуоли.

При светооптическом исследовании секрет слизистых клеток сильно окрашивается с помощью ПАС-реакции; окраска сохраняется при проведении контрольной реакции с амилазой. Помимо апикальной зоны, ПАС-положительные гранулы определяются в среднезональной части цитоплазмы и прослеживаются вплоть до нижней группы ядер. В околоядерной зоне секрет сгруппирован в виде узких палочковидных телец. Учитывая их размеры, локализацию и электронномикроскопические данные, можно предположить, что в этой области окрашивается зона, относящаяся к комплексу Гольджи. Дифференциальная окраска на мукополисахариды показала, что секрет слизистых клеток содержит в основном нейтральные мукополисахариды. В апикальных участках секрет приобретает кислый характер; степень метахромазии в разных клетках варьирует. Эти вариации, возможно, коррелируют с гетерогенной структурой гранул, обнаруженной при электронномикроскопическом исследовании. Можно предположить, что типичные гранулы с плотным ядром содержат только нейтральные мукополисахариды. Содержание кислых мукополисахаридов в разных клетках, по-видимому, неодинаково.

Второй тип клеток, обнаруженный в эпителии пищевода, — базофильные, гранулярные (рис. 20, *г*). Эти клетки перемежаются со слизистыми бокаловидными. Их апикальная зона заполнена секреторными гранулами, диаметром около 2 мкм, т. е. в 4—5 раз превышающим диаметр гранул слизистых клеток (рис. 20, *г*). Гранулы отличаются своеобразным строением: имеют ограничительную мембрану, внутри содержат мембраны, расположенные концентрически и соединенные поперечными мостиками (рис. 20, *г*). Строение гранул варьирует в зависимости от плотности содержимого. В субапикальной области можно видеть единичные митохондрии с короткими редкими кристами, лизосомоподобные тельца, гладкостенные вакуоли и пучки микротрубочек. Диаметр клеток резко уменьшается, как только заканчивается апикальный отдел.

Ядра этих клеток весьма сходны с ядрами слизистых бокаловидных клеток. В надъядерной зоне также располагается сильно развитый комплекс Гольджи. Не удалось, однако, четко проследить, каким образом образуются эти сложные по строению гранулы.

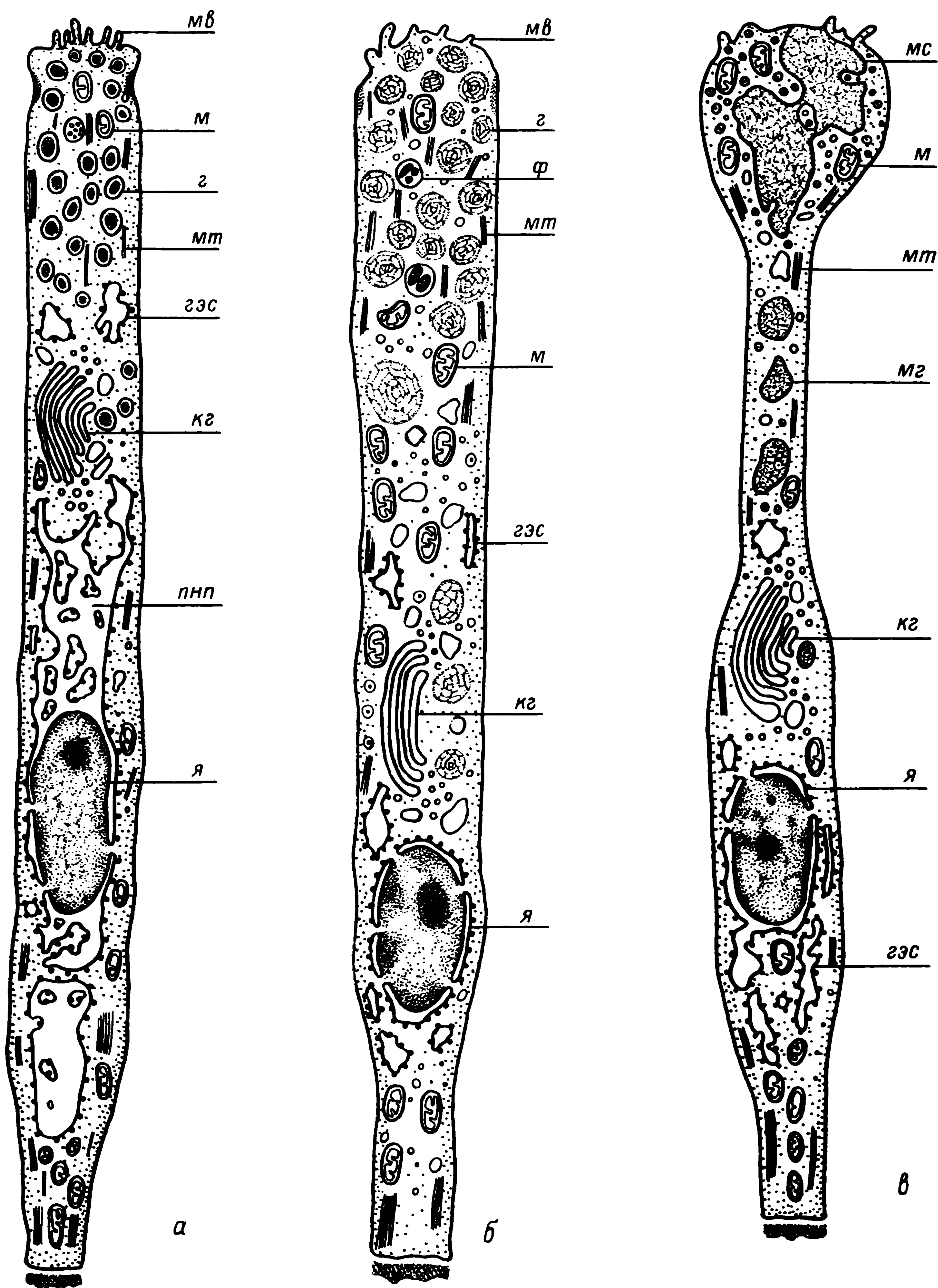


Рис. 21. *Strongylocentrotus droebachiensis*. Схема строения слизистой железистой (*а*), базофильной гранулярной (*б*) и бокаловидной (*в*) клеток эпителия пищевода.

При светооптическом исследовании секрет базофильных гранул сильно окрашивается гематоксилином; ПАС-реакция отрицательна. Дифференциальная окраска на мукополисахариды показала наличие в базофильных секреторных клетках сульфатированных мукополисахаридов.

Наиболее сложное строение имеют клетки крипт. Здесь наряду с двумя

вышеописанными типами клеток идентифицирован еще один тип клеток, не выявленный ранее на светооптическом уровне.

В криптах присутствуют клетки, апикальная область которых почти сплошь заполнена муцином. Это типичные бокаловидные клетки с узким перешейком и резко расширенной, в форме бокала, цитоплазмой, содержащей муцин (рис. 19, *а*). Гранулы имеют хлопьевидный матрикс, часто сливаются между собой, образуя большие полости. В промежутках между этими полостями сохраняются участки цитоплазмы, содержащие единичные мелкие пузырьки и аутофагические вакуоли. Здесь же определяется масса мелких гранул диаметром порядка 0.01 мкм, имеющих внутри пузырьковидный компонент. В части клеток сохраняется ограничивающая мембрана, на поверхности их видны короткие и узкие микроворсинки. В других поверхностная мембрана плохо заметна; очевидно, происходит выброс содержимого в полость пищевода.

Ядра бокаловидных клеток имеют обычное строение. В надъядерной зоне располагается хорошо развитый комплекс Гольджи (рис. 20, *б*). Наибольшего развития в нем достигает пузырьковидный компонент. Число цистерн меньше по сравнению с комплексом Гольджи слизистых железистых клеток. Возможно, формирование гранул бокаловидных клеток тесно связано именно с микропузырьками комплекса Гольджи. Они могут приносить свое содержимое в вакуоли, а затем мембраны их трансформируются путем слияния. Эндоплазматическая сеть в этих клетках развита слабо. Характерно наличие массы микропузырьков в межклеточных пространствах вблизи боковых поверхностей. Митохондрии отличаются слабым развитием крист.

При гистохимическом исследовании выявлено, что секрет бокаловидных клеток является смешанным: основная масса содержит несульфатированные кислые мукополисахариды; в части мелких гранул выявляются нейтральные мукополисахариды.

Исследование показало, что строение клеток, секретирующих слизь, весьма сходно (рис. 21, *а—в*); значительно отличается однако тонкое строение самих секреторных гранул. Все клетки обладают сильно развитым комплексом Гольджи, что, конечно, неудивительно, поскольку работами последних лет доказано, что комплекс Гольджи принимает непосредственное участие в синтезе полисахаридов (Алов, 1968; Кузьмина, Шкурко, 1969). Комплекс Гольджи играет важную роль и в метаболизме сульфатов. По некоторым данным (Young, 1973), с комплексом Гольджи связаны сульфотрансферазы, ферменты, требуемые для переноса активной серы.

Предполагается дальнейшее исследование более тонких механизмов участия комплекса Гольджи в синтезе различных мукополисахаридов. Пищевод морского ежа в этом смысле весьма удобный объект в связи с тем, что в одном органе сосредоточено несколько типов клеток, синтезирующих разные виды слизи.

Характерная особенность всех типов клеток — резко выраженная полярная дифференцировка (рис. 21). Все клетки прилегают к базальной мембране и имеют узкие основания, иногда практически лишенные органоидов — в них пробегают лишь мощные пучки микротрубочек.

В базальных отделах эпителия в межклеточных пространствах определяется значительное количество микропиноцитозных пузырьков и вакуолей, что свидетельствует об активном транспорте веществ между эпителием и гемальными синусами через базальную мембрану.

В пределах клеток имеется характерное зональное распределение органоидов. Так, большая часть митохондрий сосредоточена в базальных и околоядерных участках. В нижней трети клетки гранулярная эндоплазматическая сеть представлена мешковидно расширенным компонентом, практически выполняющим весь объем цитоплазмы. В околоядерной области эндоплазматическая сеть приобретает сложную конфигурацию с образованием многочисленных внутренних слепых выростов.

Надъядерная область, где располагается комплекс Гольджи, обычно лишена других органоидов. И, наконец, апикальная зона практически заполнена гранулами секрета.

Желудок

На основе светооптических наблюдений исследователи, занимающиеся изучением пищеварительной системы морских ежей, пришли к выводу, что желудок выстлан слоем эпителиальных секреторных клеток, выделяющих протеолитические ферменты (Stott, 1955; Fuji, 1961; Boolootian, 1964).

При анализе ультраструктуры клеток эпителия желудка баренцевоморских ежей выявлены два типа клеток: секреторные (зимогенные) и пищеварительные. Первоначально пищеварительные клетки были названы нами накапливающими (storage) (Филимонова, 1975б; Токин, Филимонова, 1977а); однако при анализе кишечного эпителия других групп иглокожих (офиуры, морские звезды, голотурии) возникла необходимость унификации названия функционально сходных клеток. Целесообразно клетки, основной функцией которых является внутриклеточное переваривание, отнести к категории пищеварительных (digestive-cell).

Апикальная надъядерная зона пищеварительных клеток имеет высоту порядка 30 мкм. Характерно, что на поверхности клеток практически отсутствуют микроворсинки — вероятно, процессы абсорбции в желудке протекают весьма ограниченно. Напротив, происходит отделение путем клазматоза ограниченных участков цитоплазмы в просвет желудка. Цитоплазма апикальной области содержит своеобразные структуры типа «миелиновых фигур» (рис. 22, *а*), которые часто выделяются в просвет желудка. В некоторых случаях апикальная мембрана разрывается и содержимое поступает в просвет. Следует отметить, что пищеварительные клетки желудка снабжены жгутиком, имеют базальное тельце и хорошо выраженный корешок. Апикальная область заполнена также чрезвычайно полиморфными мелкими вакуольками и гранулами, содержит единичные митохондрии (рис. 22, *а*).

Миелиновые тельца состоят из концентрически закрученных мембран, часто имеют весьма сложную конфигурацию, иногда содержат осмиофильный материал (рис. 22, *а*). Их размеры варьируют от 0.5 до 1 мкм.

Анализ большого количества электронограмм, выполненных на разных уровнях клеток, позволяет рассматривать эти образования как непереваренные остатки продуктов внутриклеточного переваривания. В среднезональных и базальных участках цитоплазмы клеток находятся гетеролизосомы (рис. 23, *а*), содержащие гетерогенный осмиофильный материал и мембранные структуры. По мере продвижения в апикальные участки происходит частичное переваривание фагоцитированного материала в гетерофагических вакуолях. Непереваренными остаются лишь мембранные комплексы, которые затем и выделяются в просвет желудка. В процессах переваривания в этих секвестрируемых участках цитоплазмы непосредственное участие принимают, по-видимому, микропузырьки (рис. 22, *б*), приносящие необходимые гидролитические ферменты. С целью более детального исследования процесса внутриклеточного переваривания была проведена электронноцитохимическая реакция на кислую фосфатазу, которая является маркером лизосом и обычно присутствует в пищеварительных вакуолях. Исследование показало, что действительно в сложных комплексах, содержащих ламеллярные структуры, определяется высокая активность кислой фосфатазы (рис. 22, *в, г*). Активность фермента практически отсутствует лишь в «ламеллярных» тельцах, сходных с миелиновыми фигурами. Таким образом, можно полагать, что миелиновые фигуры образуются в результате внутриклеточного гидролиза и представляют собой непереваренные остатки, возможно компоненты водорослей. Интересно, что при содержании морских ежей в аквариальной и кормлении

их животной пищей (кусочки мышц моллюсков) миелиновые фигуры в цитоплазме пищеварительных клеток практически не выявлялись, резидуальные тельца содержали в основном осмиофильный материал.

Полученные данные доказывают наличие внутриклеточного переваривания в эпителиальных клетках желудка морских ежей, что не было отмечено ранее; основную роль во внутриклеточном переваривании отводили амебоцитам (Yonge, 1937).

Функция эпителиальных клеток желудка морских ежей весьма сложна. Наряду с процессом внутриклеточного переваривания, в них одновременно происходит биосинтез и отложение запасных веществ — гликогена и липидов (рис. 23, *б, в*). Как показало электронномикроскопическое исследование, синтез гликогена и липидов тесно связан с мембранами агранулярной эндоплазматической сети. В свою очередь последние образуются из элементов гранулярной эндоплазматической сети, всегда в том или ином количестве присутствующей в пищеварительных клетках. При этом цистерны гранулярной эндоплазматической сети расширяются, теряют рибосомы и формируют трубчатые или пузырьковидные элементы агранулярной эндоплазматической сети.

Биосинтез гликогена тесно связан с трубчатыми компонентами агранулярной эндоплазматической сети. Эти области клеток по своему строению напоминают аналогичные зоны гепатоцитов высших позвоночных. В случае значительного накопления гликогена агранулярная сеть редуцируется, тогда как в участках, где синтез этих веществ только начинается, цитоплазма выполнена большим количеством разветвленных трубчатых элементов сети.

Биосинтез липидов связан с пузырьковидными компонентами агранулярной эндоплазматической сети, в пузырьках которой и формируются предшественники липидов.

Таким образом, в пищеварительных клетках желудка сочетаются процессы внутриклеточного переваривания и биосинтеза запасных веществ. Соотношение этих процессов в клетках различно, что и приводит к их структурной гетерогенности.

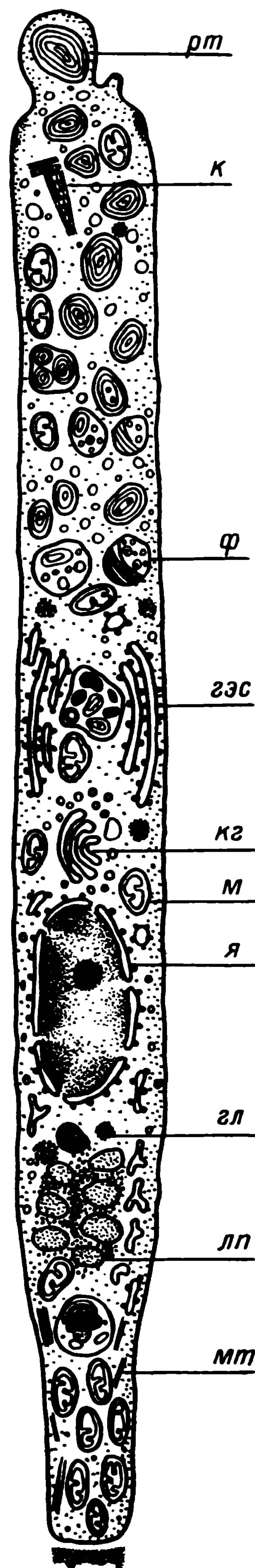
В клетках, где происходит преимущественно внутриклеточное переваривание, основным компонентом цитоплазмы являются различные вакуоли и микропузырьки. Последние, очевидно, выполняют транспортную функцию — перенос гидролитических ферментов к гетерофагическим вакуолям и обратный транспорт метаболитов в области, где происходит биосинтез запасных веществ.

В этих участках хорошо развиты элементы гранулярной эндоплазматической сети, которая часто имеет вид концентрических цистерн (рис. 23, *а*), либо представлена единичными цистернами и многочисленными пузырьками. Обращает внимание сравнительно небольшое число прикрепленных к мембранам рибосом. Последних мало также и на наружных ядерных мембранах. В цитоплазме присутствуют свободные рибосомы.

Зоны клеток, где биосинтез завершен, заполнены включениями гликогена и липидов (рис. 23, *в*). Основные особенности строения пищеварительных клеток изображены на схеме (рис. 24).

В эпителии желудка морских ежей выявлены также зимогенные клетки, в которых, вероятно, синтезируются ферменты, ответственные за полостное переваривание. По своему строению это типичные клетки, синтезирующие белок, основным компонентом которых являются пузырьки и цистерны гранулярной эндоплазматической сети (рис. 25). Цитоплазма содержит многочисленные округлые секреторные гранулы, имеющие диаметр около 1 мкм, ограничительную мембрану и равномерно зернистый матрикс (рис. 25, *а, г*). Формирование секреторных гранул происходит в тесной связи с комплексом Гольджи (рис. 25, *б, в*). Строение зимогенных клеток желудка *S. droebachiensis* сходно с экзокринными клетками желудка *S. purpuratus* (Holland, Lauritis, 1968). Кроме того, ультраструктура

Рис. 24. *Strongylocentrotus droebachiensis*. Схема строения пищеварительной клетки желудка.



зимогенных клеток морских ежей очень сходна с такими зимогенными клетками млекопитающих, как главные клетки слизистой желудка (Ito, Winchester, 1963) и панкреатическими ацинарными клетками (Caro, Palade, 1964). Несомненно, однако, что требуются и прямые доказательства зимогенной природы гранул путем изучения ферментативной активности фракций изолированных гранул.

Таким образом, в желудке морских ежей одновременно протекают процессы полостного и внутриклеточного переваривания и биосинтеза запасных веществ. Характерно, что распределение и содержание запасных веществ в эпителиальных клетках желудка сильно варьирует. Отмечена гетерогенность распределения включений гликогена как внутри клетки, так и в различных отделах желудка, что, по-видимому, связано с асинхронным функциональным состоянием клеток в разных участках.

Кишечник

Строение кишечника морских ежей изучено лишь на светооптическом уровне (Stott, 1955; Fuji, 1961; Boolootian, 1964). Общепринято, что основной функцией кишечника является абсорбция. Ниже описана тонкая структура всасывающих клеток.

Как показало проведенное исследование, эпителиальные клетки морских ежей весьма сходны со всасывающими клетками тонкой кишки высших позвоночных (Токин, 1974; Лисочкин, Хмельницкий, 1977) и других беспозвоночных (Токин, 1959, 1961).

Кишечный эптелий морских ежей построен из цилиндрических клеток (рис. 26), имеющих на поперечных срезах округлую или угловатую форму (рис. 27, *а*). Высота клеток 120—150 мкм, диаметры значительно колеблются. Изучение поперечных срезов показало, что отношение высоты клетки к ее диаметру на разных уровнях разреза составляет от 1 30 до 1 100, что значительно отличается от обычных параметров.

Апикальная зона имеет типичное для всасывающих клеток строение. Апикальная мембрана образует выросты типа сравнительно коротких (до 1 мкм), узких микроворсинок (рис. 26, *а*), что приводит к увеличению всасывающей поверхности. Щеточная каемка, однако, не достигает такого развития, как у высших позвоночных. Общее количество микроворсинок в клетке меньше, чем у позвоночных, за счет того, что диаметр клетки в апикальной зоне составляет не более 2—3 мкм. Кроме того, микроворсинки лежат более рыхло, не имеют такого упорядоченного расположения, как в клетках высших позвоночных.

Непосредственно под микроворсинками располагается уплотненная зона цитоплазмы, лишенная каких-либо органоидов. В каждой клетке имеется жгутик, базальное тельце и корешок.

Апикальная область заполнена мелкими, порядка 0.1 мкм, гранулами, содержащими внутри окаймленный мембраной пузырек (рис. 26, *а*). Плотность матрикса гранул варьирует. Кроме того, в апикальной области находятся митохондрии, диаметром 0.7—0.8 мкм, с хорошо выраженными, часто расположенными параллельными рядами кристами (рис. 26, *а*). Матрикс митохондрий умеренно электронноплотный.

Ядра всасывающих клеток имеют обычное строение и небольшие плотные ядрышки (рис. 27, *а*).

Основной особенностью всасывающих клеток кишечника морских ежей является наличие практически во всех отделах цитоплазмы чрезвычайно полиморфных по размерам и форме электроннопрозрачных вакуолей (рис. 27, *а, б*). Удалось проследить, что пути образования вакуолей различны; это, вероятно, отражает характер транспортируемых в вакуолях субстратов.

Ведущая роль в формировании вакуолей, особенно имеющих правильную округлую форму, принадлежит комплексу Гольджи. Последний обычно интенсивно развит и локализируется в надъядерной зоне (рис. 27, *а*).

Функция комплекса Гольджи во всасывающих клетках достаточно сложна. Микропузырьки Гольджи, очевидно, трансформируются в мелкие апикальные гранулы, тогда как электроннопрозрачные вакуоли образуются как непосредственно из цистерн, так и из вакуолей комплекса Гольджи. На электронных микрофотографиях можно проследить и другие пути образования вакуолей: из цистерн гранулярной эндоплазматической сети и путем отшнуровывания участков наружной ядерной мембраны.

Судьба этих вакуолей, по-видимому, различна. Мы полагаем, что основная масса их формирует липидные включения, обычно концентрирующиеся в субъядерной зоне (рис. 27, *б*). Удалось проследить, что в вакуолях иногда накапливается осмиофильный материал. Подобные структуры очевидно можно рассматривать как предшественники липидов. Неясной остается роль крупных мешковидных вакуолей, обычно расположенных в околоядерной зоне.

В субъядерной зоне, как уже упоминалось, накапливаются зрелые липидные капельки и определяется небольшое количество включений гликогена (рис. 27, *б*). В участках, прилегающих непосредственно к базальной мембране, концентрируются митохондрии, вероятно обеспечивающие энергетику транспорта метаболитов через базальную мембрану.

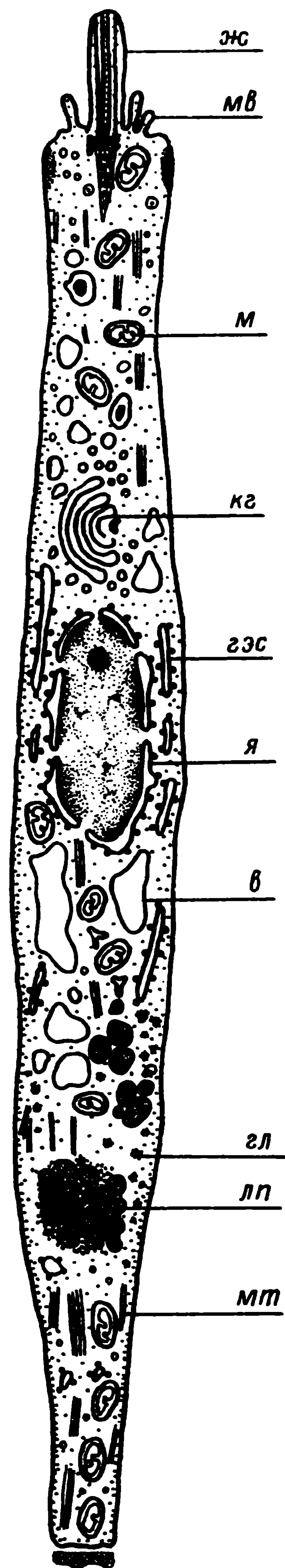
В различных отделах цитоплазмы всасывающих клеток имеется небольшое количество цистерн и пузырьков гранулярной эндоплазматической сети, свободные рибосомы.

Особенностью клеток является наличие в цитоплазме большого количества микротрубочек, пробегающих в продольном направлении. Микротрубочки часто имеют вид плотных пучков. Возможно, микротрубочки служат для укрепления структуры клеток и продвижения различных метаболитов внутри клеток.

Латеральные клеточные мембраны обычно прямые и не образуют складочек, как это имеет место у высших позвоночных.

Для определения отдела пищеварительного тракта, где происходит наиболее активная абсорбция, косвенным образом судили по выявлению щелочной фосфатазы на ультраструктурном уровне. Показано, что на поверхности эпителия желудка морских ежей активность щелочной фосфатазы сравнительно низка, тогда как наиболее высокая активность фермента определяется на мембранах микроворсинок эпителия кишечника (рис. 27, *в*). Интересно, что высокая активность щелочной фосфатазы отмечена на боковых межклеточных мембранах (рис. 27, *в*). Вероятно, латеральные мембраны играют большую роль в транспорте субстратов, что может приводить к общему увеличению всасывающей поверхности. Активность щелочной фосфатазы биохимически была выявлена в тонком кишечнике *Strongylocentrotus purpuratus* (Lyons, Weaver, 1962, 1963).

Рис. 28 *Strongylocentrotus droebachiensis*. Схема строения всасывающей клетки кишечника.



Основные особенности всасывающих клеток представлены на схеме (рис. 28).

Таким образом, эпителиальные клетки кишечника морских ежей весьма сходны по строению с всасывающими клетками высших позвоночных. Однако клетки высших позвоночных более дифференцированы; значительного развития в них достигают специализированные структуры клеточной поверхности: щеточная каемка, межклеточные соединения типа W-образных складок (Токин, 1974).

Вероятно, в функциональном отношении имеются определенные отличия в механизмах транспорта всасываемых продуктов. Известно, что всасывание пищевых биополимеров в кишечнике представляет собой сложный ступенчатый ферментативный процесс, включающий полостной гидролиз с последующим активным участием мембран на этапах мембранного гидролиза и транспорта, внутри клеточного переноса поступивших и трансформированных веществ и выгрузки из клетки (Зуфаров, 1974).

У высших позвоночных липиды абсорбируются в виде жирных кислот и моноглицеридов, ресинтезируются внутри элементов эндоплазматической сети и в комплексе Гольджи, выходят в межклеточные пространства в виде хиломикронов и проходят через базальную мембрану в лимфатические сосуды (Palay, Karlin, 1959a, 1959b; Токин, 1974).

Вероятно, всасывание липидов у морских ежей происходит подобным образом. На нашем материале, однако, не удалось проследить хиломикронов в межклеточных пространствах. Возможно, функцией клеток кишечного эпителия морских ежей является не только абсорбция, но и отложение липидов в виде запасных веществ.

Приведенные данные позволяют прийти к выводу о наличии некоторых видовых отличий в строении пищеварительного тракта морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*. Так, у *S. intermedius* (Fuji, 1961) базофильные секреторные гранулы эпителиальных клеток пищевода определяются практически во всем объеме цитоплазмы. У *S. droebachiensis* базофильные секреторные гранулы выявляются только в апикальной зоне. В пищеводе *S. purpuratus* (Holland, Nimitz, 1964) и *Echinus esculentus* (Stott, 1955) описан лишь один тип слизистых клеток, причем клетки эти не окрашиваются ПАС-положительно, а слабо окрашиваются альциановым синим и захватывают меченую S^{35} (Holland, Nimitz, 1964). У *S. intermedius* (Fuji, 1961) и *S. franciscanus* (Boolootian, 1964) выявлено два типа слизистых клеток. В пищеводе *S. droebachiensis* обнаружено три типа секретирующих слизь клеток. Полагали, что слизистые железистые клетки продуцируют только нейтральные мукополисахариды, тогда как базофильные гранулярные — кислые мукополисахариды (Fuji, 1961). С помощью дифференциальных окрасок на мукополисахариды

нами показано, однако, что слизистые железистые клетки содержат преимущественно нейтральные мукополисахариды, в бокаловидных клетках синтезируются главным образом кислые мукополисахариды, а в базофильных гранулярных определяются сульфатированные мукополисахариды.

Тонкое строение клеток, секретирующих слизь, весьма сходно; они отличаются лишь строением самих секреторных гранул. Все клетки обладают сильно развитым комплексом Гольджи, что обусловлено его непосредственным участием в синтезе полисахаридов. Комплекс Гольджи играет важную роль и в метаболизме сульфатов (Young, 1973). Особенностью всех типов клеток пищевода является их резко выраженная полярная дифференцировка. Все клетки прилегают к базальной мембране и имеют узкие основания. Характерно зональное распределение органоидов; апикальная зона практически заполнена гранулами секрета.

Другой особенностью клеток является сильно развитая в них сеть микротрубочек, функция которых, вероятно, достаточно сложна. Они играют важную роль в поддержании формы клеток, в переносе веществ внутри клеток и в передвижении секреторных гранул в апикальные участки. Эти функции микротрубочек весьма специфичны именно для такого типа клеток в связи с тем, что они являются необычно высокими (до 150 мкм) и узкими — диаметр клеток варьирует в различных отделах от десятых долей микрона до 5—6 мкм. Это, естественно, затрудняет транспорт веществ внутри клеток.

Общепринято мнение, согласно которому в передней половине пищеварительного тракта происходит внеклеточное переваривание пищи. Показано (Farmanfarmaian, Phillips, 1962), что передняя половина желудка является местом переваривания и абсорбции меченных по C^{14} водорослей Iridae. При электронномикроскопическом исследовании выявлено, что в большей части клеток желудка происходит внутриклеточное переваривание путем фагоцитоза мелких частиц. Более крупные элементы подвергаются расщеплению в полости желудка с помощью ферментов, выделяемых зимогенными клетками. Окончательное расщепление субстратов до простых соединений и их всасывание осуществляется в кишечнике.

Важным обстоятельством является структурная и функциональная гетерогенность различных участков желудка, свидетельствующая о том, что процессы внутриклеточного переваривания, секреции и накопления не синхронизированы во времени. Следует подчеркнуть, что практически все эти функции осуществляются очень сходными по строению клетками. Отсутствие высокой специализации клеточных типов и приводит, по-видимому, к функциональной гетерогенности различных отделов пищеварительного тракта — в одних участках более интенсивно протекают процессы переваривания, в других накапливаются запасные вещества. Наличие функциональной гетерогенности по длиннику кишечника хорошо объясняется сравнительно медленным продвижением пищи в пищеварительном канале морских ежей (Lasker, Giese, 1954).

Абсорбирующие клетки кишечника морских ежей значительно менее дифференцированы по сравнению с аналогичными клетками высших позвоночных (Токин, 1974). Микроворсинки на апикальной поверхности имеют различную длину, расположены нерегулярно. Матрикс микроворсинок не содержит микротрубочек; межклеточные соединения типа W-образных складок отсутствуют.

В функциональном отношении имеются определенные отличия в механизмах транспорта всасываемых продуктов. У иглокожих менее сложным, вероятно, является мембранный гидролиз, поскольку щеточная каемка в абсорбирующих клетках недостаточно дифференцирована.

Наши данные о сезонных изменениях в содержании гликогена в пищеварительном тракте морских ежей хорошо согласуются с представлениями о существовании сезонного ритма питания у *Echinus esculentus* (Moore,

1937) и *Strongylocentrotus intermedius* (Fuji, 1962). Пищеварительный тракт морских ежей, как известно, играет очень важную роль в накоплении питательных веществ (Fuji, 1961; Lawrence, Lawrence, Holland, 1965). Содержание гликогена в пищеварительном тракте морских ежей уменьшается в периоде размножения (Stott, 1931). Наши наблюдения, показавшие снижение содержания гликогена в клетках желудка и кишечника в весенне-летнем периоде, подтверждают возможность использования пищевых резервов кишки морских ежей *S. droebacheinsis* при созревании половых продуктов.

Таким образом, пищеварительный тракт морских ежей организован достаточно сложно. В пищеводе происходит обволакивание пищевых комочков слизью, что существенно для дальнейшего переваривания (Buchanan, 1969). В желудке и кишечнике наряду с процессами внутриклеточного и внеклеточного переваривания, абсорбции и выведения пищевых продуктов, совершаются процессы накопления резервных веществ (гликоген, липиды, белково-полисахаридные гранулы), расходуемых затем на нужды организма.

Пищеварительную систему морских ежей, если рассматривать ее в сравнительно-эволюционном аспекте, следует признать высокоорганизованной. В составе эпителия имеются узкоспециализированные клетки, обладающие строго специфической функцией. К таковым относятся слизистые клетки пищевода, зимогенные клетки желудка и абсорбирующие клетки кишечника морских ежей. Слизистые клетки специализированы к выделению различных типов слизи и по своему строению и функционированию органоидов сходны с клетками высших позвоночных. Зимогенные клетки, секретирующие пищеварительные ферменты, сопоставимы по строению с клетками поджелудочной железы высших позвоночных. Основной функцией абсорбирующих клеток кишечника является всасывание. Структурная основа процессов транспорта метаболитов в них также сопоставима с высшими позвоночными.

Однако в основной массе клетки морских ежей мультифункциональны — в пищеварительных клетках желудка морских ежей одновременно осуществляются процессы абсорбции, внутриклеточного переваривания и биосинтеза запасных веществ — белково-полисахаридных гранул, липидов и гликогена.

В организации пищеварительного тракта иглокожих имеются и примитивные черты — отсутствие высокоспециализированных железистых органов и наличие внутриклеточного переваривания. Процесс внутриклеточного переваривания у морских ежей является неполным, о чем свидетельствует обнаруженное в клетках большое количество остаточных непереваренных телец. Вероятно, это обусловлено особенностями питания морских ежей. Морские ежи *S. droebachiensis* всеядны (Scott, 1901; Weese, 1926), однако ферменты, продуцируемые клетками, по-видимому, не способны полностью переваривать некоторые компоненты водорослей. Показано, в частности, что у морских ежей нет ферментов, полностью переваривающих агар (Lasker, Giese, 1954).

Таким образом, полученные материалы позволили интерпретировать с позиций функциональной морфологии процесс переваривания пищи у морских ежей: особенности переваривания в различных отделах, соотношение внутриклеточного и полостного переваривания, функциональное значение различных типов клеток.

Глава 5

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ОФИУР (OPHIUROIDEA)

МАКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ

Принято считать, что пищеварительный тракт офиур по сравнению с другими иглокожими устроен наиболее просто: у этих животных нет четкого подразделения на отделы, отсутствуют кишка и анальное отверстие, пищеварительная система практически представлена коротким пищеводом и слепым мешкообразным желудком (Иванов и др., 1946; Федотов, 1951, 1966; Hyman, 1955; Anderson, 1966). Типичен для офиур особый подвижный околоротовой скелет с хорошо развитой мускулатурой и мелкими зубчиками, способными перетирать пищу. У офиур отряда Ophiurae желудок выполняет полость диска и имеет вид сплющенного в дорсовентральном направлении слепого складчатого мешка с короткими и широкими радиальными и интеррадиальными вдавлениями (в числе равном 10), придающими ему лопастной характер. Как исключение лишь у одного вида *Ophiocanops fugiens* (Mortensen, 1932) описаны радиальные дивертикулы, распространяющиеся в лучи. У офиур отряда Euryalae желудок обычно имеет длинные радиальные и интеррадиальные выросты (Fedotov, 1926).

ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Пищевое поведение офиур выяснено весьма подробно (Hyman, 1955). У офиур комбинируется поглощение донного материала с хищным питанием (Coe, 1912; Vevers, 1956). В содержимом желудков офиур обычно присутствуют диатомовые, фораминиферы, динофлагелляты, тинтинниды, мелкие полихеты, ракообразные. Некоторые офиуры питаются только растительным материалом — водорослями и диатомовыми, другие (*Astrophyton muricatum*) — личинками мелких беспозвоночных (Davis, 1966). Некоторые исследователи рассматривают офиур исключительно как хищных животных (Yonge, 1931). Способы захватывания пищи у офиур разнообразны. Представители отдельных видов с помощью амбулакральных ножек переносят мелких животных непосредственно в рот, другие пользуются для этого верхушками лучей (Vevers, 1954; Nagabhushanam, Colman, 1959; Tsurnamal, Marder, 1966). У офиур рода *Ophioderma* отмечено, например, 4 типа реакций на пищевые химические раздражители: обвивание пищи лучом и поглощение; захват амбулакральными ножками и передвижение ко рту; такое же передвижение с последующим опусканием пищевых частиц; извивание лучей (Reimer, Reimer, 1975).

Мелкие частицы детрита попадают в рот также в основном с помощью амбулакральных ножек и в меньшей степени за счет ресничек, поскольку ресничный покров у многих офиур развит слабо (Gislén, 1924). Так, роющие формы офиур сем. Amphiuridae, получая пищу из трех источников — субстрата дна, с его поверхности и из придонного слоя воды — во всех случаях переносят пищевые частицы к диску амбулакральными ножками

(Woodley, 1975). В ряде случаев офиуры питаются донным детритом, который поступает в желудок благодаря токам воды, вызванным ресничками на поверхности тела, и по амбулакральным желобкам (Кузнецов, Соколова, 1961).

Пищевое поведение офиур в отряде Euryalea изучено весьма слабо, поскольку эти животные обитают на больших глубинах. Очевидно, они ловят мелкие планктонные организмы, которые запутываются в сложных терминальных разветвлениях «рук» (Fedotov, 1926).

Особенности питания офиур во многом определяются условиями их обитания и поведенческими реакциями. Не случайно разные авторы, изучавшие питание у одного и того же вида офиур часто приходят к противоположным выводам. Так, офиуру *Ophiopholis aculeata* относили к хищникам и трупоедам (Савилов, 1957), детритофагам (Blegvad, 1915; Турпаева, 1953) и сестонофагам-седиментаторам (Кузнецов, Соколова, 1961).

Наиболее полное исследование проведено А. П. Кузнецовым и М. Н. Соколовой (1961). По их мнению, о сестоноядности *Ophiopholis aculeata* свидетельствует наличие на ее амбулакральных ножках густого слоя способных к сокращению ресничек, создающих токи воды, которые подгоняют ко рту пищевые частицы. Кроме того, содержимое желудка этих офиур состоит в основном из планктонных диатомей. Такой характер питания объясняет и особенности распространения этой офиуры — ее приуроченность к районам с повышенной динамикой вод, с жесткими грунтами и биоценозами сестонофагов. А. П. Кузнецов и М. Н. Соколова полагают, что среди *O. aculeata* могут существовать популяции с резко различным характером питания (сестонофаги, детритофаги, плотоядные), и высказывают предположение о ее широкой внутривидовой пищевой пластичности, со всеми неизбежно связанными с питанием функциональными и морфологическими адаптациями пищеварительного аппарата.

Это предположение получило подтверждение в ряде более поздних работ. У офиуры *Ophiocomina nigra* (Fontaine, 1965) впервые описан «слизистый» способ питания — метод питания суспензией, при котором сестон фиксируется в сети слизистых нитей между иглами лучей. Захваченный в ловушку материал в виде слизистых шариков с помощью ресничек и амбулакральных ножек транспортируется в рот. Помимо этого, *O. nigra* способны также захватывать «руками» активных беспозвоночных и крупные пищевые частицы, улавливать амбулакральными ножками частицы среднего размера, ощипывать водоросли. Эти данные полностью согласуются с концепцией А П. Кузнецова и М. Н. Соколовой (1961) о внутривидовой вариабельности питания. По существу *O. nigra* — потенциальный полифаг. Подобная гибкость пищевого поведения является важным фактором существования этой группы бентоса.

В ряде работ отмечены и морфологические адаптации к тому или иному типу питания. Так, в механизмах суспензионного питания большая роль принадлежит слизи, выделяемой покровами тела (Fontaine, 1964). При сравнении особенностей поведения и питания офиур *Amphiura filiformis* и *A. chiajei* (Buchanan, 1964), выявлены модификации в характере и расположении слизистых желез амбулакральных ножек и соответствующие четкие различия в их пищевом поведении. *A. filiformis* поднимает «руки» по направлению течения, и неживые суспензированные частицы и фитопланктон прилипают к ним. *A. chiajei* питается исключительно отложениями на поверхности дна. Особенности в строении амбулакральных ножек создают преимущества при избранных способах питания.

У офиуры *Ophiothrix fragilis* (Warner, Woodley, 1975) взвешенные частицы оседают на поверхности амбулакральных ножек и игл, затем собираются в комочек и продвигаются в область ротового отверстия. При таком способе питания особое значение приобретает секрет слизистых желез, который, как полагают авторы, способствует прикреплению

пищевых частиц. В специальных экспериментах с меченым фитопланктоном (Roushdy, Hansen, 1960) было показано, что *O. fragilis* и *Ophiopholis aculeata* способны улавливать фитопланктон из воды, тогда как в желудке *Ophiocomina nigra* радиоактивность не обнаружена. Очевидно, *O. fragilis* и *O. aculeata* используют сильные ресничные движения в улавливании детрита, тогда как *O. nigra* адаптирована к хищному питанию.

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Физиология пищеварения офиур изучена очень слабо. В обзорах (Hyman, 1955; Anderson, 1966; Binyon, 1972) приводятся данные о наличии в желудке офиур протеиназы, действующей в кислой и щелочной среде, амилазы и, возможно, липазы. Эти сведения основаны на работе выполненной на *Ophiura texturata* (Wintzell, 1918). Однако еще ранее (Roaf, 1909) в экстрактах из диска *Ophiocomina nigra* были выявлены ферменты, которые переваривали крахмал, сахарозу, лактозу, гликоген и фибрин.

Весьма подробное исследование пищеварительных ферментов было проведено лишь в 1969 г. (Pentreath, 1969) на примере трех видов новозеландских офиур — *Ophiopteris antipodum, Ophiactis resiliens, Ophionereis fasciata.* В экстрактах кишки у всех трех видов была определена активность желатиназы и ряд ферментов, гидролизующих гликозидные связи: инвертаза, α-глюкозидаза, β-глюкозидаза, d-галактозидаза, пектиназа, ламинариназа. Весьма интересно присутствие у офиур β-галактозидазы, поскольку этот фермент не был обнаружен ни у морских ежей, ни у голотурий (Lewis, 1964; Fish, 1967б). Кроме того, у новозеландских офиур была гистохимически установлена активность эстеразы, кислой и щелочной фосфатаз; выяснено, что эстераза и щелочная фосфатаза локализированы главным образом в щеточной каемке. Еще ранее щелочная фосфатаза была найдена в желудке офиуры *Ophiothrix quinquemaculata* (Roubaud, 1965).

Таким образом, немногочисленные физиологические работы свидетельствуют о наличии в желудке офиур большого количества ферментов, гидролизующих гликозидные связи, а также ферментов, имеющих отношение к абсорбции веществ (щелочная фосфатаза).

Вопрос о транспорте питательных веществ у офиур изучен очень слабо. Предполагают, что распределение питательных веществ осуществляется через перивисцеральную жидкость и с помощью амебоцитов. Функция гемальной системы офиур также не выяснена (Binyon, 1972). Тем не менее высказано большое число предположений о возможной роли целомоцитов в транспорте ферментов (Endean, 1966; Pequignat, 1966), переносе абсорбированных пищевых частиц, чужеродного материала, экскретируемых веществ (Anderson, 1966; Endean, 1966; Ferguson, 1964a, 1964b). По некоторым данным (Pentreath, 1969), целомоциты подвергаются дегенерации в эпителии желудка. У *Ophiothrix quinquemaculata* наблюдалось разрушение целомоцитов в стенке желудка перед выходом в просвет кишки (Roubaud, 1965); автор считает, что целомоциты играют важную роль в выведении продуктов обмена. Имеются сведения о прямой абсорбции питательных веществ из морской воды (Stephens, Virkar, 1966) и о существовании «кожного» пищеварения и эпидермальной абсорбции (Pequignat, 1966).

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Строению пищеварительного тракта офиур посвящено сравнительно небольшое число работ. В известных обзорах (Hyman, 1955; Anderson, 1966) обычно ссылаются на данные ряда ранних исследований (Ludwig, 1880; Cuenot, 1886, 1891; Hamann, 1889a, 1889b); широко принятое описание стенки желудка включает внутренний ресничный эпителий с хорошо

выраженной щеточной каемкой, соединительнотканный и мышечные слои, а также ресничный целомический эпителий. По мнению большинства исследователей, пищеварительный эпителий очень однообразен по строению.

Работа, посвященная подробному выяснению строения желудка *Ophiothrix quinquemaculata* (Roubaud, 1965), имеет важное методическое значение, поскольку автор специально останавливается на приемах и методах фиксации хрупких тканей желудка офиур. Описано три типа клеток: основные клетки с кутикулярной каймой, клетки с базофильными гранулами и слизистые. Несмотря на очевидные отличия трех указанных клеточных типов, они, по мнению автора, сходны между собой и имеют особенности, указывающие на возможность их общего происхождения и гибкость функциональных потенций. Сходными для всех этих клеток чертами являются размер, вытянутая форма, строение цитоплазмы, накопление липидных включений в базальных отделах клеток. Слизистые клетки — наиболее непосредственные производные клеток с кутикулярной каймой; в их апикальной области часто присутствуют диффузные или рассеянные мукополисахариды. К тому же в кутикулярных клетках, насыщенных РНК, содержащих липиды и фосфатазы, по мнению Рубо, могут активно синтезироваться и различные гранулы.

Позднее было описано строение желудка у трех видов новозеландских офиур (Pentreath, 1969). Общая морфология и строение желудка у этих видов очень сходны: выявлены железистые, предположительно зимогенные клетки и небольшое число слизистых клеток. Отмечены и вариации; в частности, толщина стенки желудка неодинакова: высота внутреннего эпителия офиуры *Ophionereis fasciata* на аборальной стороне колеблется в пределах 70—80 мкм, а в радиальных и интеррадиальных карманах — от 80 до 160 мкм, тогда как у *Ophiopteris antipodum* высота внутреннего эпителия вдоль аборальной стенки составляет 35—40 мкм, а в области латеральных карманов увеличивается до 65—75 мкм. У *Ophiactis resiliens* высота внутреннего эпителия на аборальной поверхности равняется в среднем 60 мкм, в других участках варьирует от 80 до 140 мкм. У *Ophionereis fasciata* выявлены липиды в апикальной и базальной областях, тогда как у *Ophiactis resiliens* и *Ophiopteris antipodum* липиды откладываются только в дистальных участках эпителия. Характерной особенностью *O. antipodum* является неравномерное расположение микроворсинок по поверхности — они собраны в виде пучков. Интересно, что у всех видов новозеландских офиур отложений гликогена не обнаружено.

Недавно получены данные о высокой регенеративной способности желудка офиур (Литвинова, Жаркова, 1977). Обитающая в Японском море офиура *Amphiopholis kochii* способна к аутотомии аборальной части диска. При этом в течение 4—5 суток восстанавливаются покровы, регенерирует желудок, и офиура начинает питаться.

Единственное исследование ультраструктуры эпителия желудка офиур выполнено на *Ophiuroiderma panamensis* (Schechter, Lucero, 1968). В эпителии желудка отмечают наличие трех типов клеток — главных, гранулярных и целомоцитов. Главные и гранулярные клетки отличаются по количеству гранул и по своим тинкториальным свойствам, однако ультраструктура их очень сходна. Эти авторы рассматривают гранулы как зимогенные, необходимые для внеклеточного переваривания. На поверхности клеток описаны реснички и длинные, тонкие, ветвящиеся микроворсинки. В апикальных отделах обнаружены вакуоли с грубым гранулярным материалом. Характерные для эпителия желудка офиур цитологические особенности (большое число зимогенных клеток и наличие хорошо выраженной щеточной каемки) дают основание считать роль целомоцитов в секреции ферментов и в захвате питательных веществ маловероятной.

Резюмируя данные о строении пищеварительного тракта офиур, следует отметить, что многие аспекты еще остаются неясными. Так, наличие зимогенных клеток в желудке офиур некоторыми авторами трактуется лишь предположительно (Roubaud, 1965; Anderson, 1966). По мнению Рубо (Roubaud, 1965), гранулы базофильных клеток могут быть связаны с накоплением питательных веществ. Окончательно не установлена и классификация клеточных типов в эпителии желудка офиур: некоторые авторы склонны выделять лишь один тип клеток (Roubaud, 1965; Schechter, Lucero, 1968). Совершенно не освещены вопросы о типе переваривания у офиур (внеклеточное, внутриклеточное); ощутим значительный пробел в изучении ультраструктуры кишечного эпителия офиур.

Ниже изложены наши наблюдения, проведенные на офиуре *Ophiopholis aculeata* (Ophiurae: Ophiactidae) — широко распространенном в северном полушарии арктическо-бореальном виде. *O. aculeata* встречается на различных грунтах (предпочитая каменистые) и глубинах (Шорыгин, 1928, 1948; Дьяконов, 1954, 1955); она принадлежит к числу эвритермных и эвригалинных форм (Шорыгин, 1928).

СВЕТООПТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ЖЕЛУДКА ОФИУРЫ *OPHIOPHOLIS ACULEATA*

Как и у других офиур, желудок *Ophiopholis aculeata* имеет вид уплощенного слепого мешка с 5 радиальными и 5 интеррадиальными латеральными выпячиваниями. Стенка желудка офиур состоит из внутреннего эпителия, соединительнотканного слоя, двух мышечных слоев и целомического эпителия. Внутренний эпителий образует складочки или «ворсинки», поэтому толщина стенки желудка неодинакова в различных участках (рис. 29, *б*). Сами складочки также значительно различаются по высоте; это приводит к значительным колебаниям толщины стенки желудка, в среднем от 60 до 170 мкм. В тех случаях, когда желудок сильно растянут комочком пищи, толщина его стенки уменьшается до 30—40 мкм.

Основную часть стенки желудка занимает внутренний эпителий (рис. 29, *а*, *б*). Его высота меняется от 50 до 160 мкм; на долю оставшихся слоев, включая соединительнотканный, мышечные и целомический эпителий, приходится от 10 до 20 мкм.

Эпителий расположен на тонкой базальной мембране, ниже которой лежит узкое гемальное пространство, ограниченное со стороны мышечного слоя также базальной мембраной. Обе базальные мембраны ПАС-положительны и хорошо выявляются при окраске альциановым синим и паральдегид-фуксином (рис. 29, *б*).

Базальная мембрана, подстилающая внутренний эпителий, имеет неровные контуры и иногда глубоко вдается в эпителий, что увеличивает поверхность их соприкосновения; внешняя базальная мембрана обычно более ровная. Мышечные слои очень тонкие; присутствуют и внутренний продольный и наружный циркулярный слои, каждый из них состоит из одного ряда мышечных клеток. Ниже мышечных слоев располагается целомический эпителий, в составе которого интегрированы единичные нервные клетки. Целомический эпителий обычно кубической формы, в некоторых случаях он уплощен. Ядра целомического эпителия округлые, их диаметр 4—5 мкм. Клетки целомического эпителия имеют жгутики.

Внутренний эпителий представлен высокими (50—160 мкм) узкими (2—4 мкм) эпителиальными клетками. Их ядра в эпителии группируются компактно, располагаясь обычно в средних участках эпителия, либо ближе к базальной области (рис. 29, *а*). Ядра размещены в 3—4 ряда; контуры «ядерной» зоны повторяют контуры складочек эпителия. Размеры овальных ядер составляют 4—8 мкм; ядрышки довольно крупные.

В составе эпителия нами выделено четыре типа клеток. Основную массу составляют клетки, названные пищеварительными. В надъядерной области

этих клеток содержится большое количество мелких желтоватых гранул со светлым ободком и более плотной центральной частью. Гранулы хорошо сохраняются при фиксации в жидкости Буэна, тогда как в спиртовых фиксаторах (Карнуа) их содержимое сильно вымывается. Гранулы слабо окрашиваются ПАС-положительно, паральдегид-фуксином, толуидиновым синим и, по-видимому, представляют собой фагоцитированный материал на различных стадиях внутриклеточного переваривания. В некоторых случаях можно четко наблюдать его сходство с веществом, находящимся в полости желудка и прилегающим к апикальным отделам цитоплазмы.

Надъядерная зона обычно занимает большую часть объема клетки, высота ее колеблется от 40 до 120 мкм. Поверхность пищеварительных клеток снабжена хорошо выраженной щеточной каемкой, толщиной 3—4 мкм. Структура щеточной каемки весьма изменчива (рис. 29, *б, д*) — иногда она имеет вид «кустиков» или, сильно истончаясь под давлением пищевого комка, приобретает вид сплошного гомогенного слоя, а во многих случаях прослеживаются единичные выросты. Вариации строения щеточной каемки, очевидно, отражают различное функциональное состояние и свидетельствуют о ее активном участии в процессе пищеварения у офиур. Щеточная каемка слегка базофильна, интенсивно окрашивается паральдегид-фуксином (рис. 29, *д*) и слабо — с помощью ПАС-реакции (рис. 29, *в, г*); на поверхности ее всегда выявляется слой — по всей вероятности, гликокаликс, интенсивно окрашивающийся альциановым синим, с помощью ПАС-реакции и паральдегид-фуксином.

В базальных участках эпителия цитоплазма, как правило, сетчатого вида.

Помимо гранул, пищеварительные клетки содержат запасные вещества — липиды и гликоген. Их количество сильно меняется и зависит от состояния питания и сезона. Максимум липидов и гликогена отмечен нами в осенне-зимний период. Таким образом, в пищеварительных клетках содержание фагоцитированного материала и запасных питательных веществ варьирует. Это обстоятельство приводит к гетерогенности строения эпителия различных участков стенки желудка: у одних особей имеются зоны эпителия с большим количеством запасных веществ, тогда как в соседних зонах их может быть очень мало.

Следует отметить, что функции фагоцитоза и накопления запасных веществ в основном присущи клеткам, локализованным в латеральных отделах желудка — в радиальных и интеррадиальных выростах. В центральной части диска цитоплазма клеток более светлая, вакуолизированная. В апикальных областях клеток под щеточной каемкой появляются очень мелкие вакуоли, окрашивающиеся ПАС-положительно (рис. 39, *г*). ПАС-реакция сохраняется и после обработки амилазой. Эти клетки вероятнее всего можно отнести к всасывающим, в их апикальных участках вырабатывается также незначительное количество мукополисахаридов.

При специальных окрасках (фосфорно-вольфрамовый гематоксилин, паральдегид-фуксин) повсеместно в стенке желудка выявляется еще один тип клеток — гранулярные, которые очевидно можно отнести к зимогенным, секретирующим полостные пищеварительные ферменты. Чаще они лежат поодиночке среди пищеварительных, реже — группами (рис. 29, *б, д*). В их цитоплазме, как правило, в надъядерной области выявляются цепочки гранул. Гранулы округлые, диаметром около 1 мкм; помимо паральдегид-фуксина и фосфорно-вольфрамового гематоксилина, окрашиваются также на белок бромфеноловым синим.

В области желудка вокруг перистома иногда встречаются слизистые клетки типа бокаловидных, интенсивно окрашивающиеся альциановым синим и содержащие кислые мукополисахариды; типичных слизистых клеток в желудке офиур очень мало.

Наконец, особенностью эпителия желудка офиур является значительное содержание в нем свободных амебоидных клеток. Амебоциты, просле-

живающиеся в различных отделах эпителия, принадлежат к одному типу. Это округлые клетки, с небольшим плотным ядром и цитоплазмой, заполненной крупными, округлыми, эозинофильными гранулами. После фиксации в жидкости Карнуа гранулы растворяются и цитоплазма приобретает вид пустой вакуоли; при этом ядро оттесняется к базальному участку клетки, вакуоль занимает почти всю цитоплазму, и лишь в узком апикальном участке над вакуолью определяются 2—3 гранулы, окрашивающиеся, как и зимогенные, паральдегид-фуксином.

Необходимо остановиться еще на одной особенности желудка офиур. Среди всех исследованных нами иглокожих офиуры наиболее чувствительны к фиксации. Получить удовлетворительно зафиксированный материал весьма трудно. При фиксации в жидкости Буэна хорошо сохраняются фагоцитарные вакуоли пищеварительных клеток, однако теряется часть гликогена и плохо выявляются мукополисахариды; неудовлетворительно фиксируются ядра, они становятся гомогенными, приобретают пикнотический вид (рис. 29, *е*). При фиксации в жидкости Карнуа фагоцитарные вакуоли частично растворяются, исчезают гранулы амебоцитов, цитоплазма сильно вакуолизируется; в то же время ядра хорошо фиксируются, в них четко выявляются хроматин и ядрышки (рис. 29, *ж*). Эта особенность очень типична для офиур, не случайно вопросам их фиксации посвящена специальная работа (Roubaud, 1965), в которой особо подчеркиваются сложности фиксации пищеварительного тракта офиуры *Ophiothrix quinquemaculata.*

По мнению этого автора, хрупкость тканей иглокожих, особенно пищеварительного тракта, может зависеть от большого содержания в них легкорастворимых протеинов с малым молекулярным весом. Свои наблюдения он сопоставил с другой работой: изучением потери протеинов при растворении в фиксаторе (Lison, 1960). Согласно этому исследованию при «фиксации» создаются стабильные связи между протеиновыми молекулами, укрепляющие их ранее существовавшее пространственное расположение. При фиксации фибриллярных протеинов недостатки ощутимы гораздо меньше, чем для глобулярных протеинов, отличающихся относительно большой подвижностью в клетке.

На первый взгляд, пищеварительный тракт офиур устроен гораздо проще, чем у других иглокожих, и представлен практически лишь одним отделом — мешковидным складчатым желудком. Проведенное исследование показало, однако,что «простота» в данном случае отнюдь не равнозначна примитивности строения и эпителий пищеварительного тракта *O. aculeata* высоко дифференцирован. В нем можно выделить 4 типа перемежающихся клеток, не имеющих определенной локализации. Основную массу составляют пищеварительные клетки, функции которых многообразны: внутриклеточное переваривание, биосинтез запасных веществ, абсорбция переваренных продуктов и, возможно, экскреция. Всасывающие клетки осуществляют транспорт переваренных продуктов, биосинтез гликогена и липидов, секретируют слизь в небольшом количестве. В зимогенных клетках синтезируются белковые гранулы, по всей вероятности содержащие предшественники пищеварительных ферментов. Бокаловидные клетки секретируют кислые мукополисахариды; роль этих малочисленных клеток, очевидно, незначительна.

Пищевой комочек офиур имеет темно-бурый цвет и, как правило, плотно прилежит к стенке желудка. Отмечалось, что имевшаяся в желудке офиуры *Ophionereis fasciata* пища всегда была окружена тканью желудка, т. е. находилась в близком контакте с эпителиальной выстилкой (Pentreath, 1969). Буроватый цвет сохраняется и в стенке желудка, что, вероятно, обусловлено цветом фагоцитированного материала. Мы никогда не наблюдали жидкого содержимого в желудке офиур. Вероятно, процесс переваривания осуществляется непосредственно у поверхности эпителия. Можно представить следующий путь: прилежащий к поверхности эпителия детрит

слегка разжижается за счет небольшого количества слизи, полостных ферментов и ферментов, сосредоточенных на поверхности клеток, в гликокаликсе; полупереваренные частицы детрита фагоцитируются клетками, где и происходит их окончательное переваривание.

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭПИТЕЛИЯ ЖЕЛУДКА ОФИУРЫ *OPHIOPHOLIS ACULEATA*

Как указывалось выше, стенка желудка офиур состоит из внутреннего эпителия, соединительнотканного слоя, двух мышечных слоев и наружного целомического эпителия. Внутренний эпителий расположен на базальной мембране, одновременно ограничивающей сверху гемальное пространство (рис. 30, *а*). В гемальном пространстве обнаруживаются коллагеновые и эластические волокна, свободные амебоциты; со стороны мышечного слоя гемальное пространство также ограничено базальной мембраной (рис. 30, *а*). У офиур гемальные синусы развиты относительно хуже, чем у других иглокожих. Гемальное пространство имеет небольшие размеры — до 3—4 мкм; базальные мембраны, ограничивающие его, очень тонкие (200—250Å). Периодичность коллагеновых волокон составляет 300—400 Å, диаметры — 700 Å. Внутренний продольный и наружный циркулярный мышечные слои имеют небольшую толщину. По существу в каждом слое гладкие мышечные клетки располагаются в один ряд; диаметры мышечных волокон колеблются от 0.7 до 1.2 мкм. Тела и ядра мышечных клеток лежат непосредственно под целомическим эпителием. Ядра их длинные, бобовидно изогнутые, сегментированные. В цитоплазме мышечных клеток много митохондрий с характерными трубчатыми кристами и мелких пузырьков саркоплазматического ретикулума. Пучки мышечных волокон оттеснены к дистальному (по отношению к целомическому эпителию) отделу мышечной клетки. Они состоят из миозиновых, толщиной около 160 Å, и тонких актиновых нитей. К мышечным волокнам часто прилежат терминали аксонов нервных клеток (рис. 30, *а*), содержащие обычно электронноплотные гранулярные пузырьки диаметром 500—1000 Å, сходные с нейросекреторными гранулами. У *Ophiothrix fragilis* на периферии гипонейральных ганглиев также были обнаружены клетки обладающие нейросекреторной активностью (Pentreath, Cottrell, 1971). В местах контакта мышечных волокон с терминалями прилегающие мембраны плохо различимы, а иногда вообще не прослеживаются (рис. 30, *г*).

Целомический эпителий состоит из мелких клеток (высотой 4—5 мкм) кубической формы; ядра, как правило, округлые, плотные, диаметром 2—3 мкм (рис. 30, *а*); ядрышки плохо различимы. Характерно наличие у целомических клеток узких (около 0.2 мкм) и длинных (до 3 мкм) отростков (рис. 30, *а*), проходящих через мышечные слои, и достигающих базальной мембраны. Отростки укреплены плотным пучком микрофибрилл, которые вытягиваются в проксимальном направлении в околоядерную зону. Цитоплазма целомического эпителия содержит мелкие пиноцитозные пузырьки, митохондрии, липидные включения. Своеобразна форма апикальной поверхности. В клетке имеется углубление (до 0.6 мкм) в форме усеченного конуса, в центре которого располагается типичного строения жгутик (рис. 30, *б*), а под ним базальное тельце и исчерченный корешок. Базальное тельце и корешок очень тесно связаны с ламеллами комплекса Гольджи, окружающими эти структуры (рис. 30, *б*). Поверхность целомического эпителия постоянно формирует также небольшое число тонких микроворсинок длиной 0.1—0.3 мкм. Таким образом, строение этих клеток весьма сближает их с хоаноцитами. Основания прилегающих к базальной мембране эпителиальных клеток очень узкие, они выглядят, как тонкие «ножки», укрепленные пучками микрофибрилл; в этой зоне над базальной мембраной находятся многочисленные аксоны нервного сплетения (рис. 30, *в*), которые содержат пузырьки двух типов — аграну-

лярные и плотные осмиофильные, диаметром до 1000 Å. Терминали аксонов очень тесно прилежат к базальным участкам эпителиальных клеток (рис. 30, *в*). На светооптическом уровне нервные элементы в базальных участках внутреннего эпителия практически не выявляются.

В составе эпителия выделены клетки, названные нами всасывающими; по ряду признаков они, однако, значительно отличаются от всасывающих клеток других иглокожих. Апикальные поверхности этих клеток образуют крупные грибовидные выросты высотой до 1.5—2 мкм (рис. 31, *а*, *б*). Диаметр их в узкой части составляет 0.5—0.6 мкм, а в широкой — до 1.5 мкм. Существенно, что латеральные мембраны соседних клеток отделены друг от друга щелевидным пространством, изогнуты в этих областях и уплотнены (рис. 31, *а*). Цитоплазма апикальных выростов содержит тонкофибриллярное вещество и отдельные пиноцитозные пузырьки.

Создается впечатление, что эти образования выделяются в просвет. В апикальных участках многих клеток присутствуют микроворсинки. В каждой клетке определяется один жгутик с хорошо выраженным базальным тельцем и длинным исчерченным корешком (рис. 31, *а*).

В цитоплазме апикальных выростов постоянно находятся тонкофибриллярные структуры, лежащие поперечно, и отдельные пиноцитозные пузырьки. В некоторых клетках в субапикальной области обнаружены небольшие пузырьки с хлопьевидным матриксом, сходным с мукоидным секретом. Диаметры пузырьков 1—2 мкм; иногда несколько пузырьков сливаются, формируя довольно крупные полости со слизистым содержимым (рис. 31, *б*). На электронных микрофотографиях удалось проследить, что по крайней мере частично слизь возникает за счет слизистого перерождения митохондрий.

В апикальных участках цитоплазмы, помимо пиноцитозных пузырьков и капелек слизи, содержится большое число микротрубочек, ориентированных в различных направлениях, и довольно крупные (диаметром 0.6—0.7 мкм) удлиненные митохондрии. Плотность митохондрий варьирует.

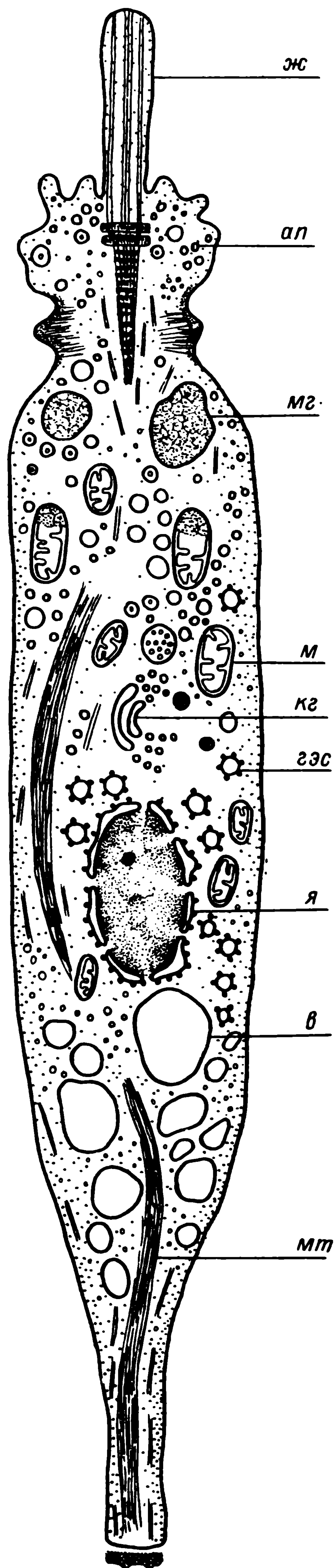
Основной компонент надъядерных участков цитоплазмы — множество простых или сложных пиноцитозных пузырьков примерно одного диаметра, но разной плотности. Размеры комплекса Гольджи обычно небольшие; он представлен в основном микропузырьками, формирующими мультивезикулярные тельца, которые локализуются в этой же зоне. Пиноцитозные пузырьки часто видны и в межклеточных пространствах. В цитоплазме образуются электроннопрозрачные вакуоли. В суженных участках цитоплазмы прослеживаются плотные пучки микротрубочек.

Для цитоплазмы околоядерной зоны характерно наличие пиноцитозных пузырьков, рибосом, мелких фагосом, лизосомоподобных телец. Гранулярная эндоплазматическая сеть представлена округлыми пузырьками диаметром 0.3—0.5 мкм. Гладкостенные электроннопрозрачные вакуоли диаметром 0.5—1 мкм часто имеют неправильную форму (рис. 31, *в*). Митохондрии в этих участках обычно мелкие (диаметром 0.3 мкм) и плотные. В околоядерной зоне видны мощные пучки микротрубочек (рис. 31, *в*).

В базальных участках эпителия сосредоточены электроннопрозрачные вакуоли. Эти участки эпителия вытягиваются в виде тонких отростков, в центре которых проходят микротрубочки.

Таким образом, во всасывающих клетках происходит пиноцитоз и секреция небольшого количества слизи; наличие здесь очень сильно развитых опорных структур в виде пучков микротрубочек и жгутиков с длинными толстыми корешками делает весьма вероятным, что эти клетки, помимо абсорбции и синтеза слизи, осуществляют также опорную функцию, а за счет мощных жгутиков могут создавать потоки движения жидкости на поверхности. Большое число отдельных микротрубочек, особенно в апикальных отделах клеток, среди массы пиноцитозных пузырьков и вакуолей позволяет определенным образом ориентировать движение

Рис. 32. *Ophiopholis aculeata*. Схема строения всасывающей клетки.



пиноцитозных пузырьков, направлять их перемещение. Основные особенности всасывающих клеток суммированы на схеме (рис. 32).

Несмотря на то, что при изучении светооптическими методами легко выявляется два типа клеток — пищеварительные и предположительно зимогенные, при исследовании материала в электронном микроскопе различить оба этих типа клеток очень сложно. Во всех клетках, содержащих большое число пищеварительных вакуолей, имеются и гранулы сходные с зимогенными (рис. 33, *а*). Очевидно, на гистологических срезах выявляются только зрелые «зимогенные» клетки, завершившие полностью весь свой цикл развития и, возможно, гибнущие. Такие клетки на ультратонких срезах имеют характерный вид; гранулы в них очень плотные, располагаются цепочками. Диаметр гранул 1.5—2 мкм; их гомогенный электронноплотный матрикс часто лишен ограничивающей мембраны. Из других компонентов сохраняются лишь участки расширенной гранулярной эндоплазматической сети, как правило пустые.

Мы склонны рассматривать основным клеточным элементом эпителия желудка офиур мультифункциональную пищеварительную клетку, в которой взаимосвязаны процессы внутриклеточного переваривания, биосинтеза белковых гранул, липидов и гликогена. Клетки обладают выраженной полярной дифференцировкой. Их апикальные поверхности формируют длинные микроворсинки. В надъядерных участках цитоплазмы много мелких фагосом на разных стадиях переваривания (рис. 33, *а*), которые соответствуют желтоватым гранулам, выявляемым светооптически. Фагосомы часто содержат микропиноцитозные пузырьки и лизосомоподобные тельца. Поражает обилие в цитоплазме полиморфных пузырьков, всегда имеющих ограничивающую мембрану; размеры пузырьков варьируют от 40 до 300 нм, содержимое их гетерогенно. В части пузырьков возникают вторичные структуры (трубочки, пузырьки), в других содержатся гранулы или плотнофибриллярные структуры.

Строение околоядерных участков цитоплазмы очень сложное и требует специального описания. Основания пищеварительных клеток прилегают к базальной мембране; ее контуры — неровные, угловатые; иногда она

глубоко вдается в эпителий, что способствует увеличению площади контакта базальной мембраны со сравнительно узкой эпителиальной клеткой. В этой области, в межклеточных пространствах близ базальной мембраны, довольно велико число пиноцитозных пузырьков. В цитоплазме клетки, прилегающей к базальной мембране, концентрируются мелкие (диаметром 0.3—0.4 мкм) митохондрии и пучки микротрубочек. Несколько выше располагаются мешковидно расширенные оптически пустые цистерны гранулярной эндоплазматической сети (рис. 33, *б*), липиды, включения гликогена. Ядра, как правило, обычного строения (рис. 33, *б*); хроматин концентрируется вдоль ядерной мембраны в виде отдельных небольших сгущений и вокруг ядрышка. Постоянно имеется большое количество перихроматиновых гранул. Митохондрии перинуклеарной области обычно более крупные (диаметром 0.6—0.7 мкм) и светлые, чем в базальных участках. Их короткие кристы иногда расширены и имеют вид пузырьков.

В околоядерной области, помимо митохондрий, большое развитие получают эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Эти органоиды имеют сложное строение, варьирующее в разных клетках, что очевидно отражает соответствующие стадии их функционирования, а также участие в тех или иных процессах внутриклеточного биосинтеза.

Гранулярная эндоплазматическая сеть во многих клетках офиур построена очень своеобразно (рис. 34). Цистерны гранулярной эндоплазматической сети, расположенные параллельно, сближаются, группируя «пачки» по 2—4 парных ламеллы (рис. 34). При этом рибосомы сохраняются только на внешних мембранах «пачки». Одновременно с потерей гранул повышается электронная плотность прилегающих ламелл и промежуточного материала (рис. 34, *б, в*). Крайние цистерны обычно расширены и заполнены тонкофибриллярным содержимым. Подобные модификации гранулярного эндоплазматического ретикулума описаны в клетках культуры (Chandra, Stefani, 1976); они названы тубулоретикулярной структурой. Биохимическими исследованиями (Schaff et al., 1973) установлено наличие в тубулоретикулярных структурах протеинозного материала. Предполагается, что потеря гранул РНК во время спаривания цистерн эндоплазматической сети, повышение электронной плотности парных ламелл и содержимого между ними отражают химическое взаимодействие гранул РНК с ламеллами.

От слепых концов цистерн гранулярной эндоплазматической сети отшнуровываются многочисленные пузырьки различного размера и плотности (рис. 34, *а, в*) и короткие трубчатые образования (рис. 34, *б*). Матрикс многих из них — тонкофибриллярный, средней электронной плотности, структура напоминает протеинозный материал. Большая часть пузырьков теряет рибосомы; некоторые гранулярные пузырьки, отщепляющиеся от парных цистерн гранулярной эндоплазматической сети, содержат внутри рибосомоподобные частицы (рис. 34, *в*). Матрикс ряда пузырьков мелкогранулярный, средней электронной плотности. Эти пузырьки, диаметром 0.5—0.6 мкм, ограниченные мембраной, возможно, представляют собой первичные лизосомы (рис. 34, *г*).

Вблизи участков модифицированной эндоплазматической сети обычно локализуется и комплекс Гольджи с хорошо развитым вакуолярным компонентом. Пузырьки гранулярной эндоплазматической сети, с находящимся внутри них тонкофибриллярным материалом, мигрируют в зону комплекса Гольджи. В вакуолях, отщепляющихся от комплекса Гольджи, также определяется тонкофибриллярный, возможно белковой природы, материал. Эти вакуоли можно рассматривать как незрелые секреторные гранулы.Таким образом, в пищеварительных клетках *O. aculeata* выявлено тесное взаимодействие трех органоидов — гранулярной эндоплазматической сети, комплекса Гольджи и лизосом. Все они могут принимать участие в генезисе секреторных зимогенных гранул.

В настоящее время хорошо известно, что внутриклеточный транспорт и биосинтез экспортируемых белков происходит внутри ограниченных мембраной цитоплазматических компонентов. После синтеза на прикрепленных рибосомах и перемещения в интрацистернальное пространство гранулярного эндоплазматического ретикулума, секреторные белки двигаются к промежуточным гладкоконтурным образованиям на периферию комплекса Гольджи. Затем белки перемещаются в комплекс Гольджи, преимущественно в виде мелких пузырьков, где они подвергаются различным модификациям перед концентрацией и упаковкой в секреторные гранулы. Различные этапы синтеза и транспорта секреторных белков недавно рассмотрены в специальном обзоре (Palade, 1975).

Методы упаковки в секреторные гранулы однако отличаются в различных типах клеток. Недавно Новиков (Novikoff, 1976; Novikoff et al., 1974, 1975, 1976) предположил, что во многих секреторных клетках, включая экзокринные элементы поджелудочной железы, секреторный материал упаковывается в гранулы с помощью особого комплекса GERL (комплекс Гольджи—эндоплазматический ретикулум—лизосомы), а связанная с комплексом Гольджи система гладких мембран характеризуется присутствием кислой фосфатазы. Некоторые другие исследователи также описали GERL или GERL-подобные структуры как в экзокринных (Hand, 1971; Bogart, 1975; Hand, Oliver, 1977), так и в эндокринных элементах (Holtzman, Dominitz, 1968; Picard et al., 1972; Dubois, Tachon, 1974), причем кислая фосфатаза определялась в формирующихся или незрелых секреторных гранулах клеток различных типов (Osinchak, 1964; Lazarus, Volk, 1965; Smith, Farquhar, 1966).

Как показано в недавней работе (Hand, Oliver, 1977), GERL обладает уникальными структурными и цитохимическими свойствами. GERL состоит из цистернальных, фенестрированных либо тубулярных частей, пространственно отделенных от мешочков Гольджи и тесно связанных с модифицированными цистернами гранулярной эндоплазматической сети. Исследования, проведенные этими авторами на ацинарных клетках экзоорбитальной лакримальной железы крыс, выяснили, что мешочки комплекса Гольджи участвуют в транспорте секреторных белков, а секреторные гранулы образуются в GERL.

Обнаруженные нами структурные модификации гранулярного эндоплазматического ретикулума в эпителии желудка офиур следует отнести к системе GERL. Действительно, все три компонента этой системы — эндоплазматическая сеть, лизосомы и комплекс Гольджи — очень тесно связаны между собой и структурно и функционально. На электронных микрофотографиях удалось проследить также, что часть материала поступает в GERL из апикальных участков цитоплазмы после завершения процесса внутриклеточного переваривания. Материал, который переваривался в вакуолях, выходит непосредственно в цитоплазму; при этом мембрана, ограничивающая вакуоль, лизируется, возможно, за счет ферментов микропузырьков или лизосом, находящихся в вакуолях. Содержимое вакуоли, сливающейся с цитоплазмой, имеет тонкофибриллярное строение; при нахождении вакуоли вблизи клеточных границ боковые межклеточные мембраны соседних клеток также лизируются и переваренный материал может передаваться в соседнюю клетку. Часто фагосомы располагаются вблизи парных ламелл. Возможно, фибриллярный материал утилизируется мембранами GERL, оформляется в пузырьки и путем экзоцитоза экскретируется в межклеточное пространство, а частично используется на собственные нужды клетки многочисленными свободными рибосомами.

Таким образом, в этих мультифункциональных клетках происходит сложное взаимодействие двух типов биосинтеза — экстрацеллюлярного и интрацеллюлярного. Экстрацеллюлярный биосинтез в свою очередь включает синтез белковых (зимогенных) гранул и синтез белкового

материала, поступающего в межклеточные пространства и транспортируемого к другим органам. Интрацеллюлярный биосинтез прежде всего направлен на восстановление мембран системы GERL. По-видимому, в пищеварительных клетках биосинтез осуществляется не за счет материала, поступающего в клетку извне, а непосредственно от мест его внутриклеточного переваривания — из пищеварительных вакуолей той же клетки.

В межклеточных пространствах находится большое количество пиноцитозных пузырьков диаметром 80 нм, часто окаймленных (рис. 34, *д*).

В близлежащих участках цитоплазмы нередко видны сходные по структуре мелкие гранулы (рис. 34, *д*), но диаметр их несколько меньше (около 50 нм) и они не имеют ограничивающей мембраны. Вероятно, пиноцитозные пузырьки, обнаруженные в межклеточных пространствах, образуются в процессе экзоцитоза этих мелких, содержащих белок гранул через латеральные клеточные мембраны.

В ряде клеток нами выявлена еще одна структурная модификация гранулярного эндоплазматического ретикулума, связанная с расширением перинуклеарного пространства (рис. 35). Эти мешковидные выросты вытягиваются по длине клетки до 20—30 мкм, занимая почти весь ее объем. Содержимое перинуклеарного пространства состоит из тонкофибриллярного материала, часто в нем лежат частицы гликогена (рис. 35, *а*). По-видимому, этот фибриллярный материал имеет белковую природу.

Анализ электронных микрофотографий показывает, что поступление материала в перинуклеарное пространство происходит по крайней мере из двух источников — вакуолей комплекса Гольджи и ядра (рис. 35, *в*). Можно проследить, как в области комплекса Гольджи отшнуровываются вакуоли с хлопьевидным матриксом, аналогичным материалу перинуклеарного пространства (рис. 35, *в*). Кроме того, в некоторых случаях внутренняя ядерная мембрана плохо различима, и структура перинуклеарного пространства в этих участках и межхроматиновых зонах ядер идентична.

Характерно, что в этих участках содержимое перинуклеарного пространства представлено короткими, очень тонкими трубочками (диаметром около 120 Å). В отдельных выростах перинуклеарного пространства четко видны зоны с разнородным по структуре материалом: фибриллярным (происходящим из вакуолей комплекса Гольджи) и тубулярным (аналогичным по структуре межхроматиновым участкам ядра) (рис. 35, *г*). Нужно отметить, что на внешней мембране перинуклеарного пространства остается лишь небольшое число прикрепленных рибосом.

В областях цитоплазмы, незанятых перинуклеарными расширениями, располагаются единичные митохондрии, белковые гранулы, капли липидов, частицы гликогена (рис. 35, *а, б*). Гранулы как бы обволакиваются внешней ядерной мембраной, создавая иллюзию нахождения внутри перинуклеарного пространства. В действительности, узкая ножка всегда сохраняется, и гранулы отделены от перинуклеарного пространства мембраной.

Использованный термин «мешковидно расширенное перинуклеарное пространство» в известной степени условен. Процесс может идти в обратном направлении, начинаясь с расширения всего комплекса цистерн, пузырьков и трубочек гранулярной эндоплазматической сети, образуя в результате единую систему. На примере пищеварительных клеток офиур прекрасно видна взаимосвязь и непрерывность наружной ядерной мембраны с мембранами эндоплазматической сети, непрерывность мембран эндоплазматической сети, а также тесное взаимодействие между ядром и цитоплазмой.

Неясен, однако, функциональный смысл подобного рода образований. Возможно, так происходит накопление запасного белкового материала, который путем экзоцитоза по мере надобности поступает как внутрь клетки на ее собственные нужды, так и в межклеточные пространства.

Таким образом, пищеварительные клетки офиур значительно отли-

чаются от аналогичных клеток других иглокожих. Уникальным для офиур является огромное многообразие элементов гранулярной эндоплазматической сети. Наряду с обычными цистернами и трубчатыми элементами, развивается тубулоретикулярная структура эндоплазматической сети, взаимосвязанная с комплексом Гольджи и лизосомами, т. е. система GERL; впервые обнаружены значительные расширения перинуклеарных пространств с протеинозным материалом. Столь необычное строение может объясняться одновременным прохождением в одной клетке процессов внутриклеточного переваривания, биосинтеза белковых гранул, биосинтеза липидов и гликогена, абсорбции переваренных продуктов и их транспорта. Только этим клеткам свойственна и утилизация переваренного внутриклеточного материала на собственные нужды.

Еще одна особенность пищеварительных клеток офиур — обычно небольшие размеры пищеварительных вакуолей; очевидно, фагоцитируются только очень мелкие частицы. Это может быть связано с экологическими особенностями питания *Ophiopholis aculeata*, захватывающей в основном мелкий суспензированный материал. Наконец, отмечаемое некоторыми авторами широкое внутривидовое варьирование пищевых субстратов (Кузнецов, Соколова, 1961; Fontaine, 1965), вполне объяснимо с точки зрения структуры пищеварительного эпителия — мультифункциональность клеток у *O. aculeata* выражена в большей степени, чем у других иглокожих. Мультифункциональность клеток определяется также и тем, что пищеварительный тракт по существу ограничен одним органом — желудком, в пределах которого практически отсутствует региональная дифференцировка. Выполнение сложных пищеварительных функций одним органом, становящимся мультифункциональным, влечет за собой и множественность функций составляющих его элементов. Следует обратить внимание еще на одну особенность пищеварительных клеток желудка офиур — поступающий внутриклеточно материал почти полностью утилизируется; резидуальных телец, как правило, остается очень мало. Возможно этим и объясняется утрата в ходе эволюции (Федотов, 1966) кишки и анального отверстия.

Известно также, что в процессе метаморфоза офиур задняя личиночная кишка и анальное отверстие абсорбируются (Федотов, 1966). Отметим, однако, что описанные нами всасывающие клетки интегрированы в составе эпителия желудка офиур в основном на аборальной поверхности — области, где, например, у морских звезд, имеющих сходную с офиурами морфологию желудка, располагается анальное отверстие. Таким образом, этот участок можно рассматривать как тканевой рудимент заднего отдела кишечника (Филимонова, 1978), который при метаморфозе офиур редуцируется неполностью. Во всасывающих клетках секретируется и небольшое количество слизи, обычной для этих областей и у других животных.

Поскольку основную функцию абсорбции берут на себя мультифункциональные пищеварительные клетки, всасывающие сильно видоизменяются. Очень характерный вид приобретают апикальные участки последних: щеточная каемка развита слабо, имеется длинный жгутик, укрепленный корешком, в цитоплазме выявляются мощные пучки микротрубочек. Основной функцией этих клеток становится, очевидно, создание токов жидкости на поверхности эпителия. По своей структуре они очень сходны с аналогичными клетками желудка морских звезд.

Морфологический анализ позволяет также сделать вывод, что офиурам свойственны все три типа переваривания: полостное, внутриклеточное, мембранное. Клеточные поверхности эпителия желудка хорошо приспособлены для абсорбции. Эпителиальные клетки имеют хорошо развитую щеточную каемку и «толстый» надмембранный слой — гликокаликс, который интенсивно окрашивается альциановым синим, толуидиновым синим при низких значениях pH, метахроматически — при нейтральных значениях pH и обнаруживает ПАС-положительную реакцию. Согласно

современным представлениям, в гликокаликсе сосредоточены ферменты мембранного гидролиза, а наружная поверхность микроворсинок служит морфологическим субстратом мембранного пищеварения (Уголев, 1961, 1963, 1972; Уголев, Смирнова, 1977). Ферментный спектр мембран микроворсинок весьма своеобразен и включает дисахаридазы, дипептазы, мальтазу, инвертазу и пр. В этой связи интересны исследования, обнаружившие у нескольких видов новозеландских офиур широкий круг ферментов, гидролизующих гликозидные связи, в частности инвертазу, β-гликозидазу, β-галактозидазу и др., т. е. именно ферменты, характерные для мембран микроворсинок (Pentreath, 1969). Полученные нами данные позволяют полагать, что в процессе переваривания пищи у офиур большое место принадлежит мембранному пищеварению. Очевидно, наиболее активно переваривание происходит при непосредственном контакте пищевого комочка со стенкой желудка. Изложенные материалы позволяют отнести *Ophiopholis aculeata* к детритофагам либо к сестонофагам.

Офиурам, однако, присущи и другие способы переваривания. Так, в их эпителиальных клетках обнаружены пищеварительные вакуоли, содержащие гетерогенный материал, что указывает на возможность внутриклеточного переваривания. Во многих эпителиальных клетках в тесном контакте с элементами гранулярной эндоплазматической сети развиваются белковые гранулы, вероятно, являющиеся источником пищеварительных ферментов.

Функциональная активность клеток эпителия желудка офиур значительно варьирует, что приводит к гетерогенности структуры клеточной популяции. Морфологические данные свидетельствуют о мультифункциональности эпителиальных клеток желудка, обеспечивающей офиурам большую пластичность в выборе той или иной пищи.



Глава 6

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ КИШЕЧНОГО ЭПИТЕЛИЯ В ТИПЕ ИГЛОКОЖИХ

Сравнительный анализ структуры и ультраструктуры эпителия различных отделов пищеварительного тракта морских лилий *Heliometra glacialis*, голотурий *Cucumaria frondosa*, морских звезд *Asterias rubens*, морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* и офиур *Ophiopholis aculeata*, широко распространенных в Баренцевом море видов иглокожих, показал, что, несмотря на значительные анатомические отличия в строении органов пищеварительной системы, а также существующие между этими животными различия в характере питания, имеются и общие для кишечного эпителия иглокожих особенности тканевой и клеточной организации.

Функционирование кишечного эпителия осуществляется в сложном взаимодействии с другими тканевыми и клеточными компонентами кишечной стенки. Специфическими для иглокожих являются тесные взаимоотношения эпителиальных клеток кишечника с элементами нейросекреторной и гемальной систем, с целомическим жгутиковым эпителием и мигрирующими амебоидными клетками. Клетки выстилающего эпителия, как правило, имеют 1 жгутик, лишь в некоторых специальных клетках определено 2 либо 6—8 жгутиков. Жгутики играют существенную роль в транспорте пищевых веществ, поскольку мышечная оболочка в стенке пищеварительного тракта развита слабо.

Кишечный эпителий иглокожих представляет сложную, высоко дифференцированную гетерогенную тканевую систему, в которой интегрированы как узко специальные — секреторные (зимогенные, слизистые) и всасывающие клетки, так и клетки с более широкими потенциями — пищеварительные. Выстилающий эпителий иглокожих состоит из необычно высоких (до 200—300 мкм), с многократно меняющимся диаметром (от 0.1 до 3—4 мкм) клеток.

Описанные черты структуры кишечного эпителия иглокожих являются адаптационными: благодаря малому диаметру обеспечивается выход к просвету кишечника максимально большого числа клеток и тем самым увеличивается рабочая поверхность эпителия. Одновременно значительная высота клеток приводит к высокой степени их полярной дифференцировки; при этом обеспечивается возможность пространственного разобщения специфических синтезов в клетке, что имеет значение для реализации множественности их функций. Поддержание подобной формы клеток обеспечивается адаптационным развитием системы микротрубочек, как единичных, так и в виде плотных тяжей.

В различных типах клеток кишечного эпителия всех исследованных иглокожих выявлено необычно большое для эпителия кишечного типа число микротрубочек (Токин, Филимонова, 1976б; Токин, 1978). Они имеют две формы распределения в цитоплазме: в виде единичных микротрубочек либо сгруппированных в длинные, узкие, плотно упакованные пучки. Пучки микротрубочек обычно начинаются в базальных отделах

клеток и тянутся вдоль боковых поверхностей их вплоть до надъядерной области. Подобные длинные пучки микротрубочек выявлены в слизистых железистых клетках пищевода и всасывающих клетках кишечника морских ежей, в слизистых и всасывающих клетках желудка морских звезд, во всех типах пищеварительных клеток разных иглокожих.

В некоторых участках клетки очень узкие, и практически весь объем таких областей на срезах представлен пучком микротрубочек. На срезах эти пучки имеют протяженность до 10—15 мкм, в то время как реальная длина их значительно больше, поскольку они волнообразно изогнуты по длиннику клетки.

Пучки микротрубочек имеют диаметр 200—240 нм и состоят из близко расположенных друг к другу полых цилиндрических трубочек диаметром 15—18 нм. Кроме того, в цитоплазме обнаружено большое число отдельных микротрубочек диаметром 25—30 нм. Микротрубочки обычно ориентированы параллельно направлению движения основных потоков цитоплазмы. При этом обнаруживаются очень тесные контакты их с частицами гликогена либо микропузырьками. Очевидно, в суженных участках цитоплазмы пассивный транспорт субстратов затруднен, и микротрубочки могут способствовать продвижению частиц.

Ряды микротрубочек часто отмечаются вблизи секреторных гранул, в слепых выростах эндоплазматической сети,. в области комплекса Гольджи. В некоторых случаях контакты микротрубочек с отдельными органоидами представляются очень тесными. Часто микротрубочки располагаются вблизи митохондрий. Последние, очевидно, могут поставлять микротрубочкам энергию, необходимую для осуществления транспортной функции.

Полученные данные позволяют предположить, что микротрубочки участвуют в продвижении секреторных гранул в апикальные участки клеток, в перемещениях субстратов по каналам эндоплазматической сети и, возможно, принимают участие в секреции. В эпителии пищеварительного тракта иглокожих наряду с цитоскелетной функцией микротрубочки играют большую роль в перемещениях клеточного содержимого, поскольку пассивный транспорт субстратов внутри клетки затруднен (из-за необычной высоты и малого диаметра).

Можно полагать, что развитие богатой сети микротрубочек в кишечном эпителии иглокожих является адаптационным именно в связи с необычной формой клеток. В свою очередь необычная высота и многократное изменение диаметра могут быть обусловлены слабым развитием у этой группы животных межклеточных контактов. Подобное же строение клеток в определенной степени обеспечивает целостность эпителиального пласта.

Нужно отметить, что наиболее сильно сеть микротрубочек развита в клетках желудка морских звезд. Учитывая, что пищевое поведение данного вида звезд весьма специфично — при питании животных желудок часто выворачивается наружу и, таким образом, может повреждаться — развитие богатой сети микротрубочек очевидно значительно укрепляет структуру клеток.

Таким образом, микротрубочки осуществляют цитоскелетную, опорную, сократительную функции, а также облегчают транспорт субстратов и перемещения органоидов в суженных участках цитоплазмы.

В пищеварительном тракте иглокожих сочетаются процессы полостного и внутриклеточного переваривания. Внутриклеточное переваривание осуществляется с помощью пищеварительных клеток. Основное свойство пищеварительных клеток — мультифункциональность; в них одновременно протекают процессы внутриклеточного переваривания, биосинтеза белково-полисахаридных гранул, муцина, липидов и гликогена, всасывания. Эти процессы не синхронизированы во времени, что приводит к выраженной структурно-функциональной гетерогенности эпителия

пищеварительного тракта. Полостной гидролиз осуществляется ферментами, выделяемыми зимогенными клетками.

Выявлены определенные различия в соотношении процессов внутриклеточного и полостного переваривания у изученных представителей иглокожих. Так, у хищных морских звезд *Asterias rubens*, питающихся преимущественно моллюсками, преобладает полостное переваривание. В составе кишечного эпителия этих животных выявлено наибольшее количество зимогенных клеток; их структура весьма сходна с аналогичными клетками позвоночных. Процесс внутриклеточного переваривания у морских звезд локализован в специальных органах — пилорических выростах. У изученных голотурий, морских ежей и офиур полостное и внутриклеточное переваривание топографически не отделены, а соотношение этих процессов весьма изменчиво и, вероятно, зависит от количества потребляемой пищи. Нами отмечено, например, возрастание числа зимогенных клеток в желудке морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* при кормлении их животной пищей (мышцы моллюсков).

Варьирование соотношения внутриклеточного и полостного переваривания, а также мультифункциональность пищеварительных клеток кишечного эпителия иглокожих, могут служить факторами, в известной степени объясняющими способность иглокожих к широкой внутривидовой пищевой пластичности. Следует отметить, что явление мультифункциональности клеток, по-видимому, весьма распространено у иглокожих. Так, в кожном эпителии, покрывающем амбулакральные ножки, описаны вакуолизированные клетки, которые, помимо образования кутикулы, функционируют как опорные и питающие (Engster, Brown, 1972). Наличие питающей функции у эпителиальных клеток объясняет полученные ранее данные о способности кожного эпителия морских звезд к абсорбции экзогенных аминокислот и глюкозы из растворов (Ferguson, 1967b); авторадиографически было показано, что эти питательные вещества задерживаются в эпидермисе и не транспортируются в другие ткани. Очевидно мультифункциональность клеток у иглокожих является цитологической адаптацией, обусловленной большим своеобразием строения и значительным варьированием экологических условий существования этих животных.

В эволюционном плане наибольшей степени специализации и дифференцировки достигают клетки, ткани и органы пищеварительной системы морских звезд. Только в этой группе иглокожих имеются специализированные железистые органы, в которых реализованы некоторые функции печени и поджелудочной железы позвоночных.

В составе эпителия кардиального отдела желудка морских звезд *Asterias rubens* впервые на ультраструктурном уровне обнаружены клетки, сходные по строению гранул с эндокринными В-клетками поджелудочной железы позвоночных. Наличие эндокриноподобных клеток у иглокожих представляет особый интерес в свете изучения становления эндокринной функции у беспозвоночных и исследования гормональной регуляции некоторых биохимических процессов.

Полученные материалы позволили впервые интерпретировать с позиций функциональной морфологии процессы переваривания пищи у иглокожих: особенности переваривания в различных отделах, соотношение внутриклеточного и полостного переваривания, функциональное назначение различных типов клеток. У иглокожих сохраняется ряд примитивных черт: наличие внутриклеточного переваривания; участие амебоцитов в транспорте переваренных продуктов, что, очевидно, связано с низким уровнем организации гемальной системы; отсутствие камбиальных элементов; мультифункциональность клеток; наличие жгутиков на апикальной поверхности.

Наряду с этим, имеются и признаки высокой организации: появление

специализированных железистых органов, по функциональному назначению сходных с печенью и поджелудочной железой позвоночных; наличие эндокринных элементов и высоко специализированных клеток, обладающих строго специфической функцией. К таковым относятся слизистые клетки пищевода морских ежей, желудка и пилорического выроста морских звезд. Слизистые клетки специализированы к выделению различных типов слизи; это высокие клетки, накапливающие большое количество слизистых веществ в апикальных отделах. В слизистых клетках хорошо развит комплекс Гольджи, обычно подвергающийся полимеризации, и эндоплазматическая сеть. Секреция слизи, как правило, апокриновая; существенного повреждения клеток при этом не происходит. Ультраструктура слизистых клеток свидетельствует об их способности к длительной непрерывной секреции. Физиологически это оправдано; морские ежи, например, при наличии пищи питаются непрерывно; процесс переваривания у морских звезд, захвативших добычу, длится не менее суток. К узкоспециализированным относятся и зимогенные клетки кишечного эпителия морских звезд, морских ежей и офиур, весьма сходные по строению с экзокринными клетками поджелудочной железы позвоночных, секретирующими пищеварительные ферменты. В составе пищеварительного тракта морских звезд и морских ежей выделены всасывающие клетки; структурная основа процессов транспорта и метаболитов внутри клеток также сопоставима с высшими позвоночными. Таким образом, можно говорить о явлениях цитологических параллелизмов.

Наконец, очень существенным представляется, что кишечный эпителий в различных классах иглокожих организован по единому типу, т. е. можно выделить специфические особенности строения кишечного эпителия, характерные именно для типа иглокожих в целом. Н. И. Григорьев (1966) обратил внимание на тот факт, что в пределах различных таксономических групп позвоночыых встречаются стойкие гисто- и цитологические особенности, в меньшей степени, чем анатомические, меняющиеся под влиянием условий существования. По-видимому, это положение справедливо и для беспозвоночных животных. Если к примитивным чертам организации пищеварительного тракта иглокожих отнести отсутствие специализированных железистых органов и высоко специализированных клеток, нечеткую функциональную дифференцировку отделов пищеварительного тракта, наличие внутриклеточного переваривания, согласно этим критериям наиболее примитивно организована пищеварительная система голотурий, хотя форма кишечника у одних более прогрессивная, трубчатая. У этих животных не выявлено четких отличий в составе клеточных элементов в различных отделах пищеварительного тракта; основную массу составляют мультифункциональные пищеварительные клетки, потенции которых чрезвычайно широки: наряду с внутриклеточным перевариванием, в них синтезируются полостные ферменты, слизь, запасные вещества.

С другой стороны, стенка пищеварительного тракта голотурий в целом организована более прогрессивно, по сравнению с другими иглокожими; в ней лучше развиты мышечные и соединительнотканные слои. Только в этой группе в эпителии зоба выявлены признаки эпителиев кожного типа; как известно, кишечник иглокожих в основном имеет энтодермальное происхождение. Наконец, у голотурий хуже, чем у других иглокожих, развиты жгутики на поверхности эпителия. Таким образом, эволюция пищеварительного тракта у этих животных протекала сложным образом; с одной стороны, по линии упрощения строения (мультифункциональность), а с другой, претерпевала прогрессивную дифференцировку (наличие длинного трубчатого кишечника, эктодермальное происхождение его части, способность к самостоятельным перистальтическим движениям).

Аналогичные противоречия в развитии прослеживаются и в других

классах иглокожих. Так, морские звезды *A. rubens* являются хищниками; не случайно поэтому полостное переваривание у этих форм доминирует. С другой стороны, у морских звезд сохраняется, а у некоторых видов даже прогрессивно усложняется (в виде специальных «насосных» органов, или в виде обособленных топографических зон жгутиковых клеток) примитивный тип транспорта пищевых частиц — с помощью биения жгутиков.

Определенные особенности строения пищеварительного тракта обусловлены и спецификой питания. Так, морские ежи преимущественно растительноядные, однако ферменты, продуцируемые клетками, по-видимому, не способны полностью переваривать водоросли; в результате в их пищеварительных клетках всегда присутствует большое число резидуальных телец. У офиур пищевой комочек плотно прилежит к стенке желудка; доминирует у них пристеночное переваривание.

Исследование подтвердило также, что утрата ануса у офиур — явление вторичное; в аборальных отделах желудка обнаружены участки всасывающих клеток, которые можно рассматривать как тканевой рудимент задней кишки.

Наши данные подтверждают выводы, полученные на основании сравнительно-гистологического изучения эпителия кишечника полихет, моллюсков, брахиопод, оболочников и приапулид о наличии большого варьирования как системных механизмов, так и специфической дифференцировки клеток кишечного эпителия (Заварзин и соавт., 1976).

Проведенное исследование показало также, что по ряду признаков (высота эпителия, расположение ядер на разных уровнях, апикальная локализация митозов) кишечный эпителий иглокожих очень сходен с кишечным эпителием полухордовых (Атаманова, 1975, 1977; Кнорре, Атаманова, 1975) и имеет ложномногорядное строение. Как полагают (Кнорре, 1972; Атаманова, 1977), ложномногорядное строение эпителиев представляет собой примитивное эволюционное приспособление для создания клеточного резерва, которое сохраняется (или появляется) там, где может потребоваться растяжение клеточного пласта. Действительно, для иглокожих очень характерна способность кишечного эпителия к растяжению в зависимости от количества пищи. Существование такой адаптации у иглокожих особенно целесообразно в связи со слабым развитием соединительной ткани и мышечных волокон в стенке кишечника.

В связи с изложенным целесообразно продолжение сравнительно-морфологических исследований кишечного эпителия у различных беспозвоночных. Так, представляет интерес детальное исследование кишечного эпителия у представителей других типов (Hemichordata и Chordata), объединенных с Echinodermata в единый надтип Deutorostomia. В пределах типа иглокожих существенно исследование пищеварительной системы у животных, отличающихся типом питания, что позволит выявить адаптационные изменения, связанные с экологическими условиями. На необходимость и перспективность сравнительного изучения близкородственных групп животных указывал и А. Н. Северцов (1939). Проведенное исследование показало, что наибольший интерес для фундаментальных наук представляет именно подробное изучение строения эпителиев в пределах одного типа, выделение наиболее существенных особенностей, характерных для данного типа, а затем сравнение полученных результатов в пределах надтипа. Только после этого можно проводить сравнение далеко отстоящих в систематическом отношении животных.

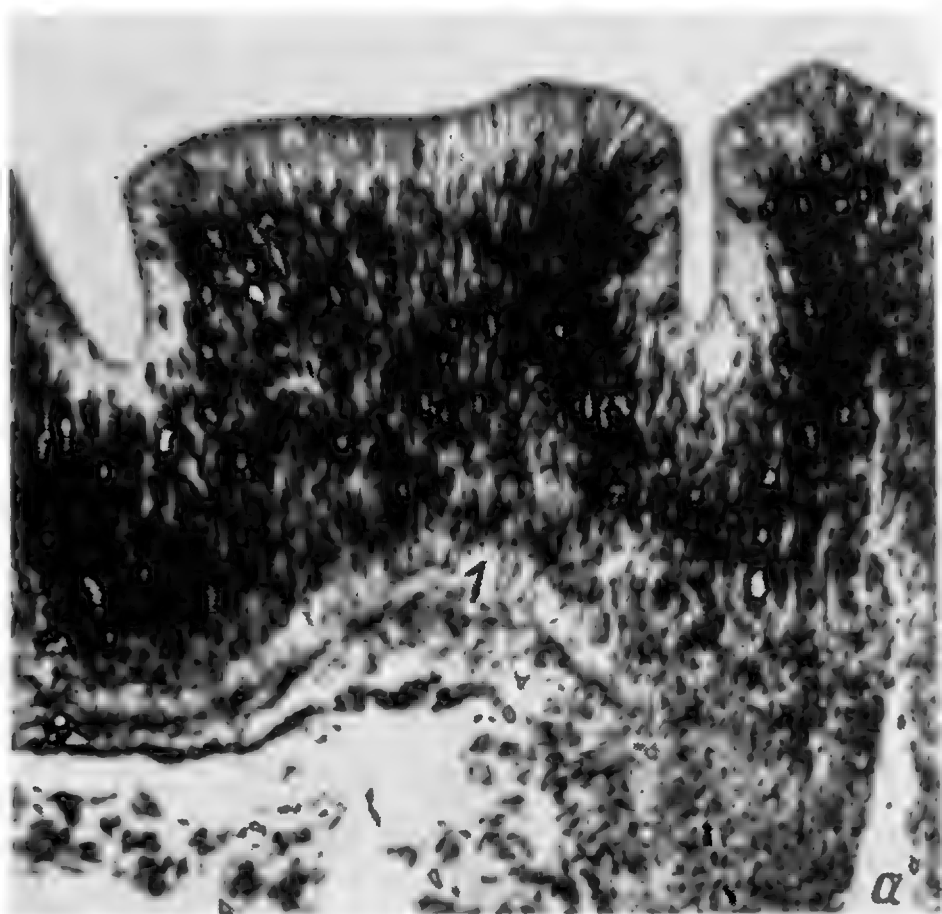
Специально следует остановиться на некоторых особенностях структуры клеток целомического эпителия, одевающего снаружи стенку пищеварительного тракта. На апикальной поверхности целомических клеток имеется окруженное венчиком плотных микроворсинок воронкообразное углубление; на дне его прикреплен жгутик, обладающий базальным тельцем, вблизи которого локализованы цистерны комплекса Гольджи.

По своим цитологическим особенностям целомические клетки иглокожих поразительно сходны с воротничковыми клетками губок — хоаноцитами (Fjerdingstad, 1961). Хоаноцитоподобные клетки весьма широко распространены у иглокожих (Nørrevang, Windstrand, 1970). Интересно, что и кишечный эпителий иглокожих — жгутикового типа; однако, в отличие от целомического эпителия, в клетках кишечного эпителия воронкообразное углубление отсутствует, жгутики имеют длинные корешки, связь жгутиков с комплексом Гольджи не прослеживается. Нам представляется, что в эволюционном плане цитологические особенности строения жгутиковых клеток кишечного и целомического эпителиев иглокожих могут служить одним из подтверждений гипотезы колониального происхождения Metazoa (Иванов, 1968).

МИКРОФОТОГРАФИИ

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ НА РИСУНКАХ:

а — амебоцит
аг — апикальные гранулы
ап — апикальные пузырьки
ат — аксонные терминали
бм — базальная мембрана
бо — базальные отростки эпителия
бт — базальные тельца
в — вакуоли
г — гранулы
гл — гликоген
гп — гемальное пространство
грп — гранулярные пузырьки
гтл — гетеролизосомы
гэс — гранулярная эндоплазматическая сеть
ж — жгутик
зг — зимогенные гранулы
к — корешки жгутиков
кв — коллагеновые волокна
кг — комплекс Гольджи
л — лизосомы
лп — липиды
м — митохондрии
ма — морулоподобный амебоцит
мв — микроворсинки
мвт — мультивезикулярные тельца
мг — муциновые гранулы
мк — мышечные клетки
мкф — микрофибриллы
мп — межклеточные пространства
мпз — микропузырьки
мс — мукоидный секрет
мт — микротрубочки
мф — миелиновые фигуры
оп — окаймленные пузырьки
п — пластиды
пд — полудесмосомы
пнп — перинуклеарное пространство
пп — пиноцитозные пузырьки
рт — резидуальные тельца
ск — септальные контакты
ст — соединительнотканные прослойки
ф — фагосомы
цэ — целомический эпителий
щп — щелевидное пространство
э — эпителий
эв — эластические волокна
экв — экскреторные вакуоли
я — ядро



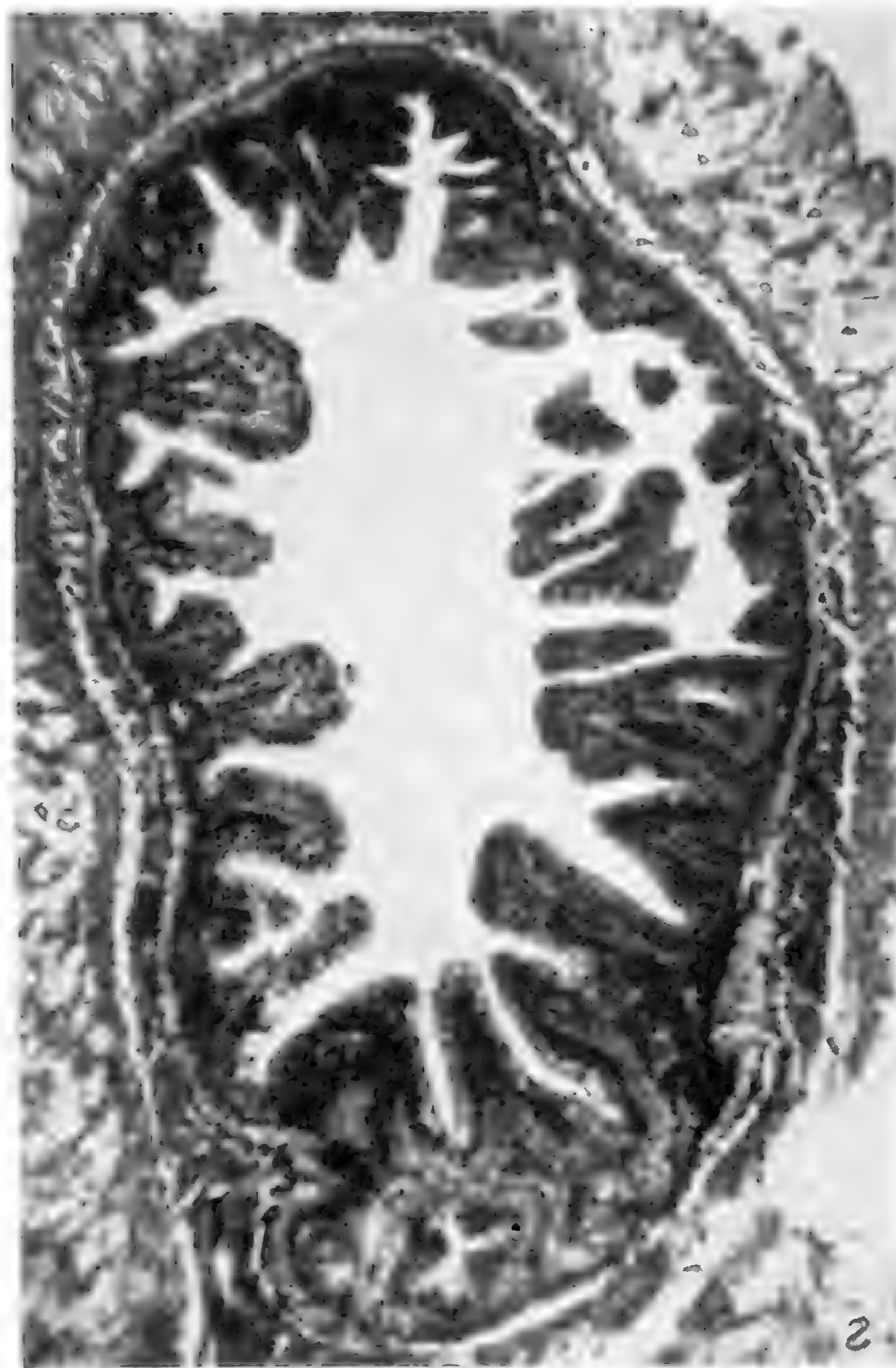


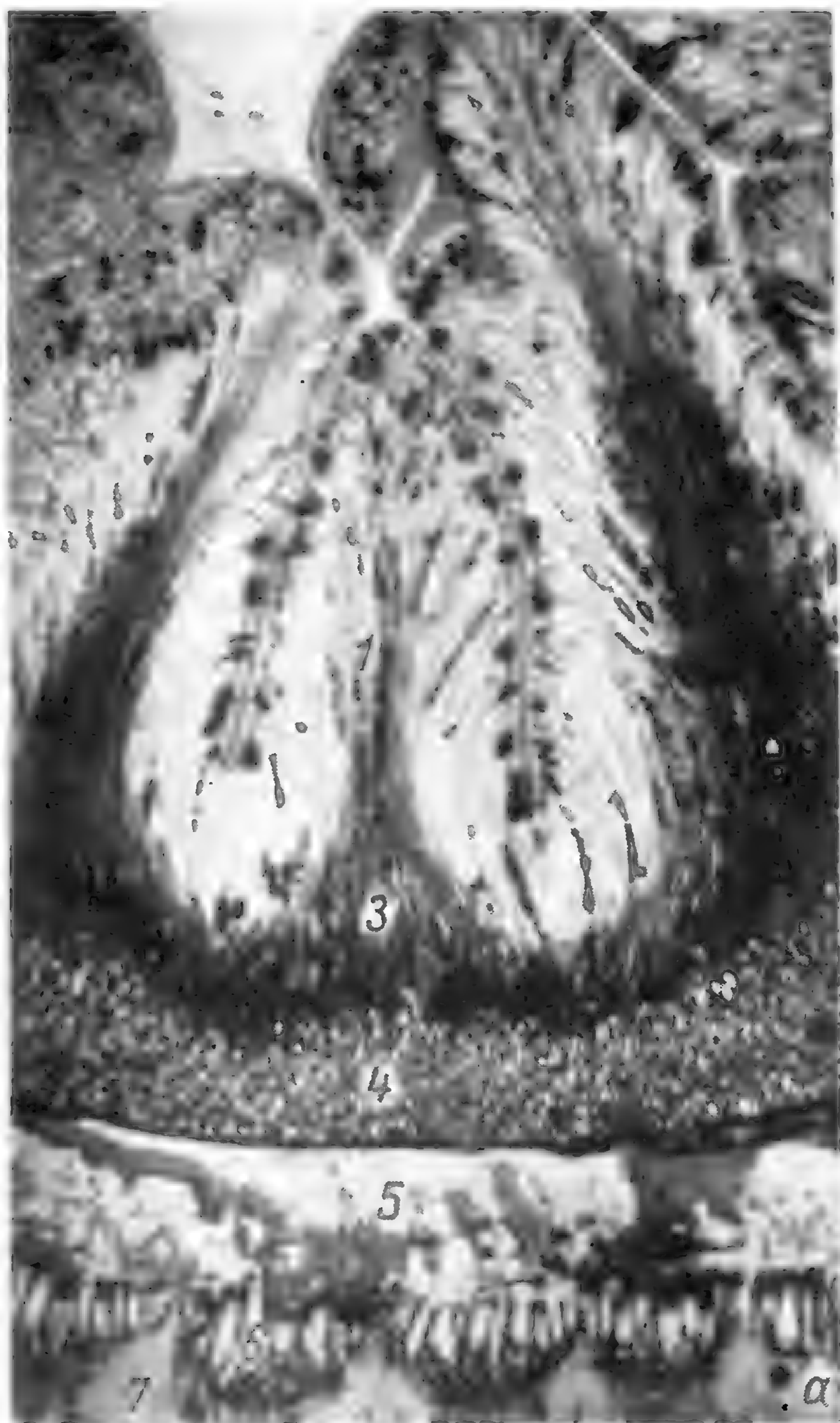


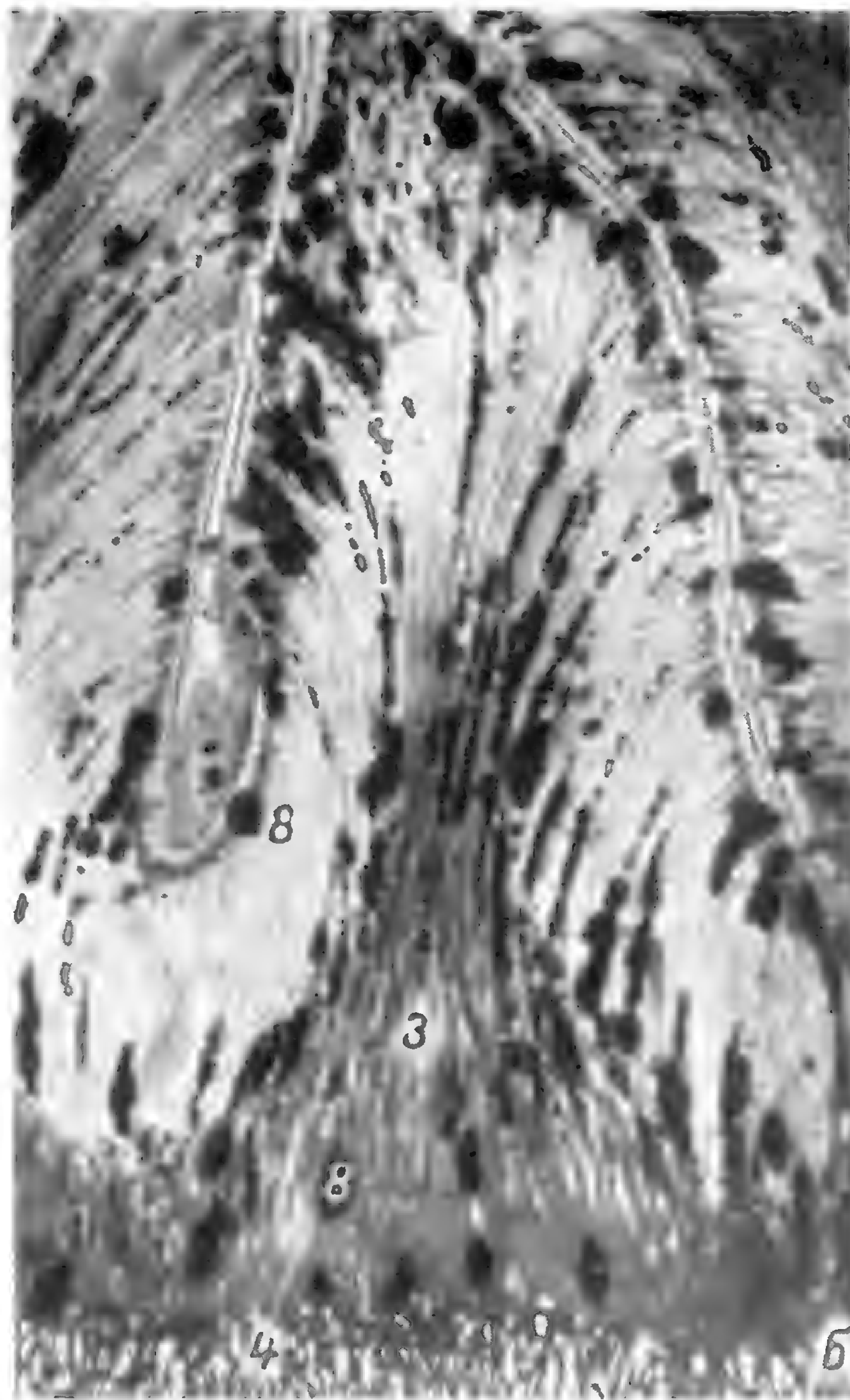


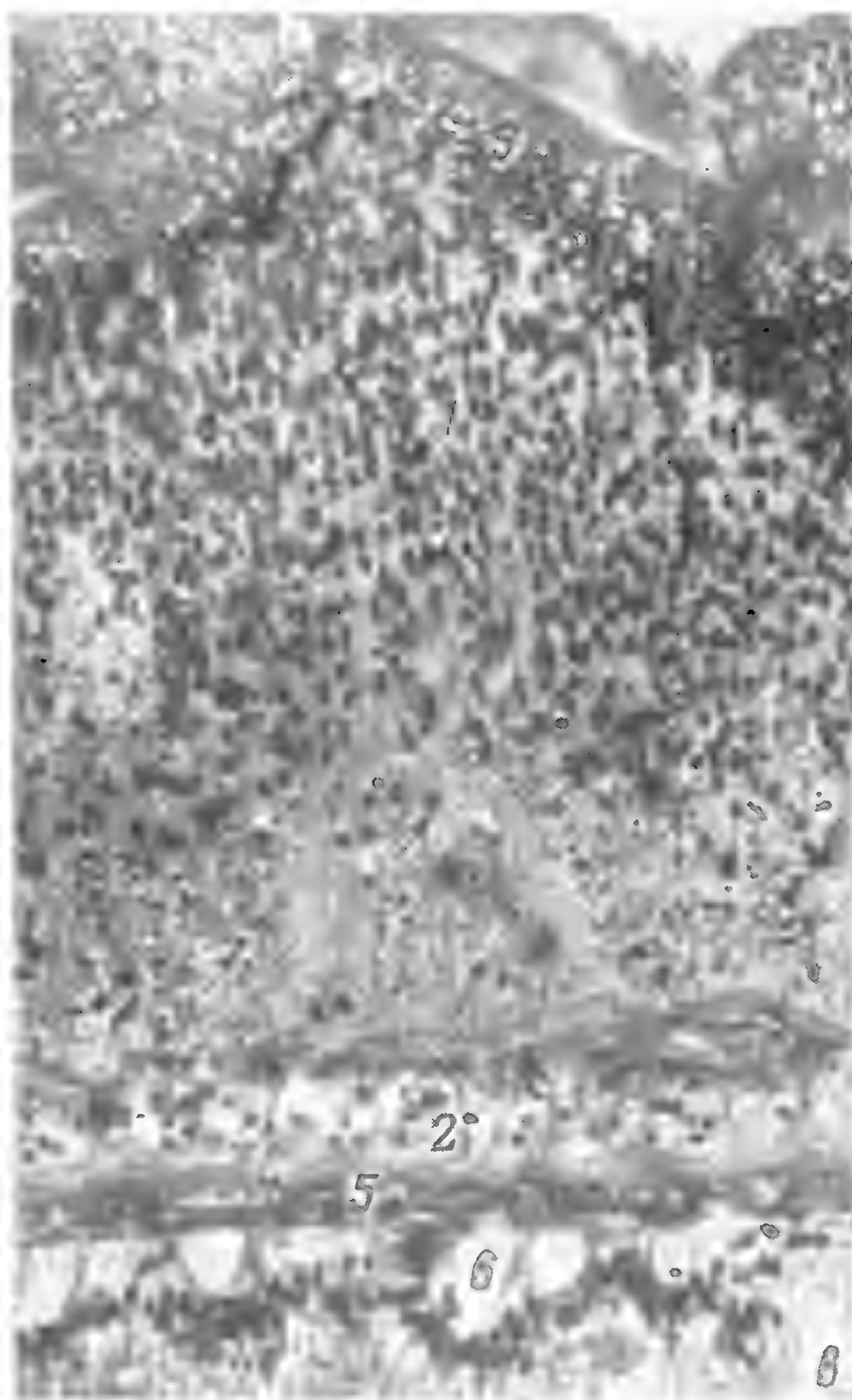


Рис. 1. *Heliometra glacialis*. Строение стенки пищевода (*а*), кишечника (*б*), дивертикула (*в*), анального бугорка (*г*, *д*).

1 — нервное сплетение. Гематоксилин-эозин. Ув. ×160 (*а*); ×320 (*б*, *в*); ×40 (*г*); ×125 (*д*).







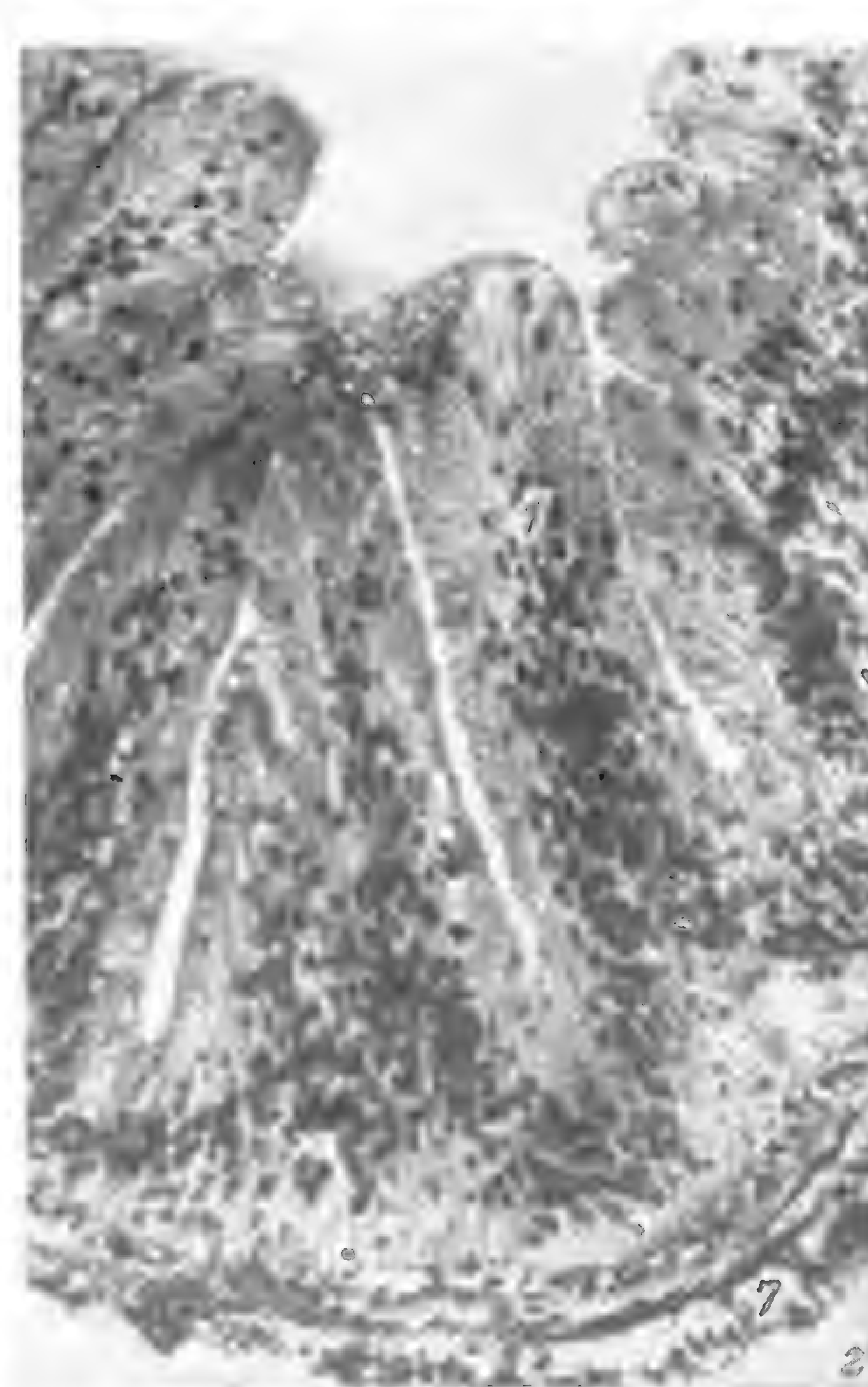
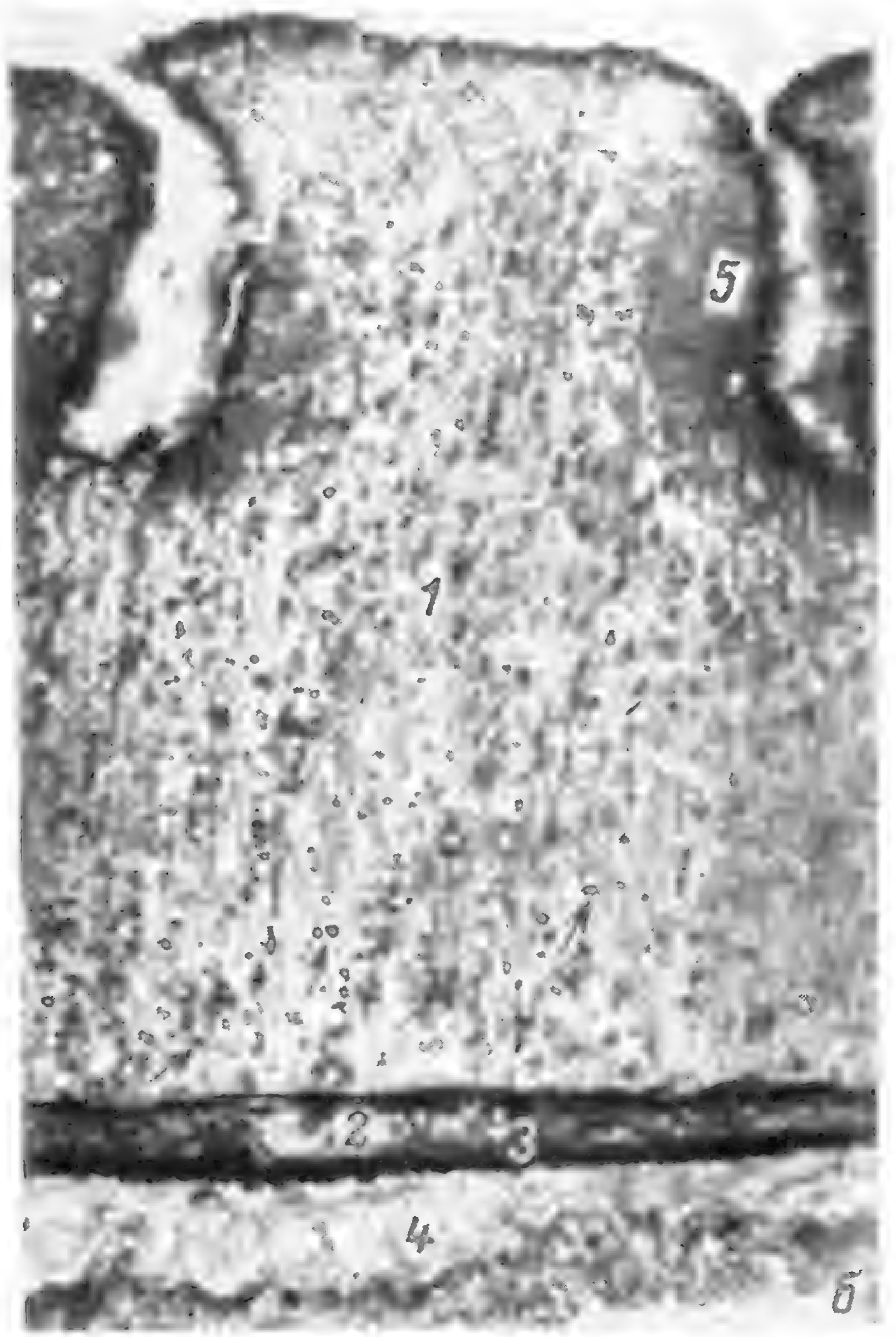


Рис. 2. *Cucumaria frondosa*. Поперечные срезы стенки зоба (*а*, *б*), переднего нисходящего (*в*) и заднего нисходящего (*г*) отделов кишечника.

1 — внутренний эпителий; 2 — гемальный синус; 3 — соединительная ткань; 4 — внутренний продольный и наружный циркулярный (5) мышечные слои; 6 — нервные элементы; 7 — целомический эпителий; 8 — морулоподобные амебоциты; 9 — мукоидные субстанции. *Стрелками* указаны глобулы. Паральдегид-фуксин (*а*, *б*); гематоксилин-эозин (*в*, *г*). Ув. ×80 (*а*); ×150 (*б*); ×200 (*в*); ×187.5 (*г*).







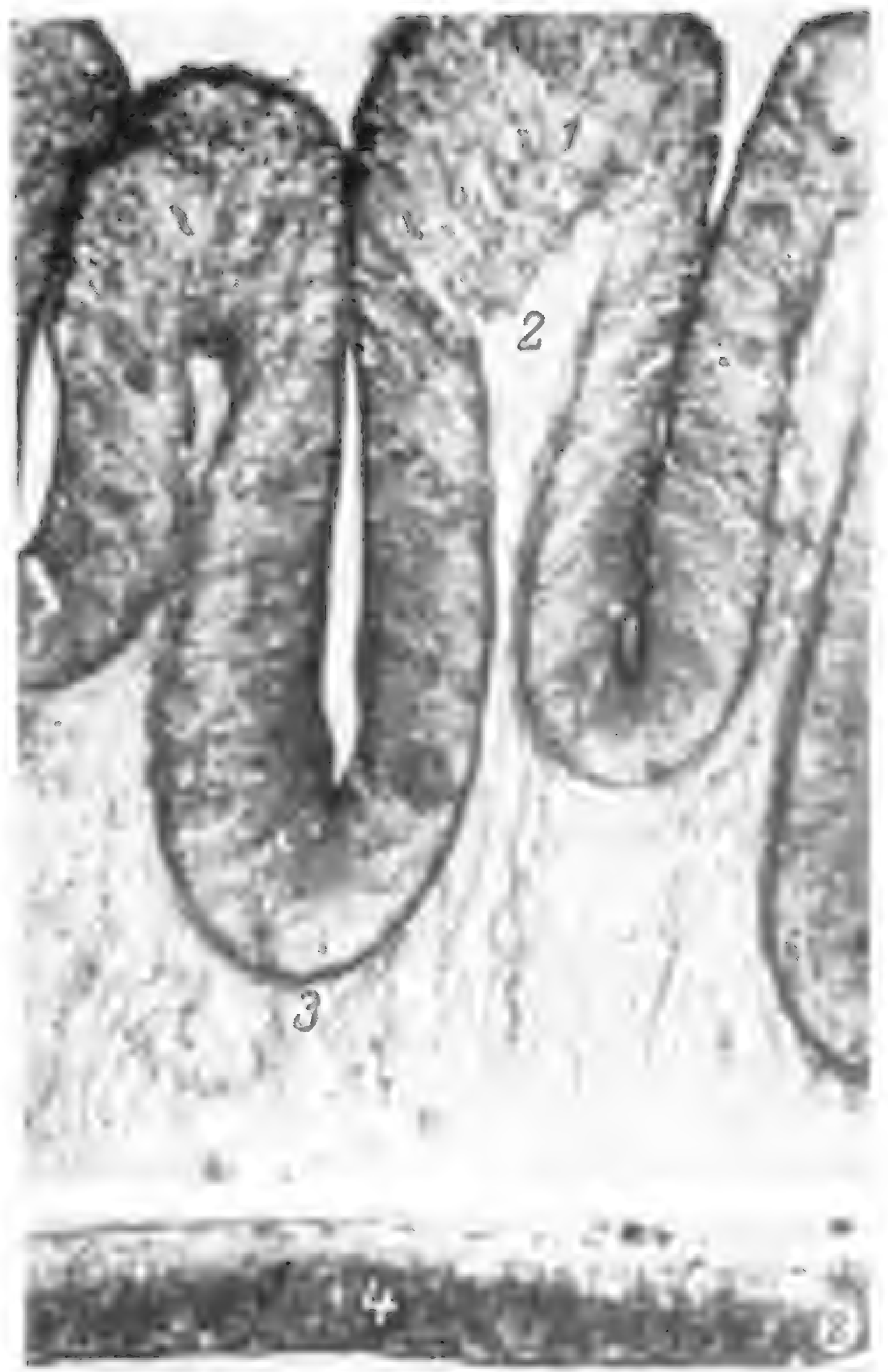
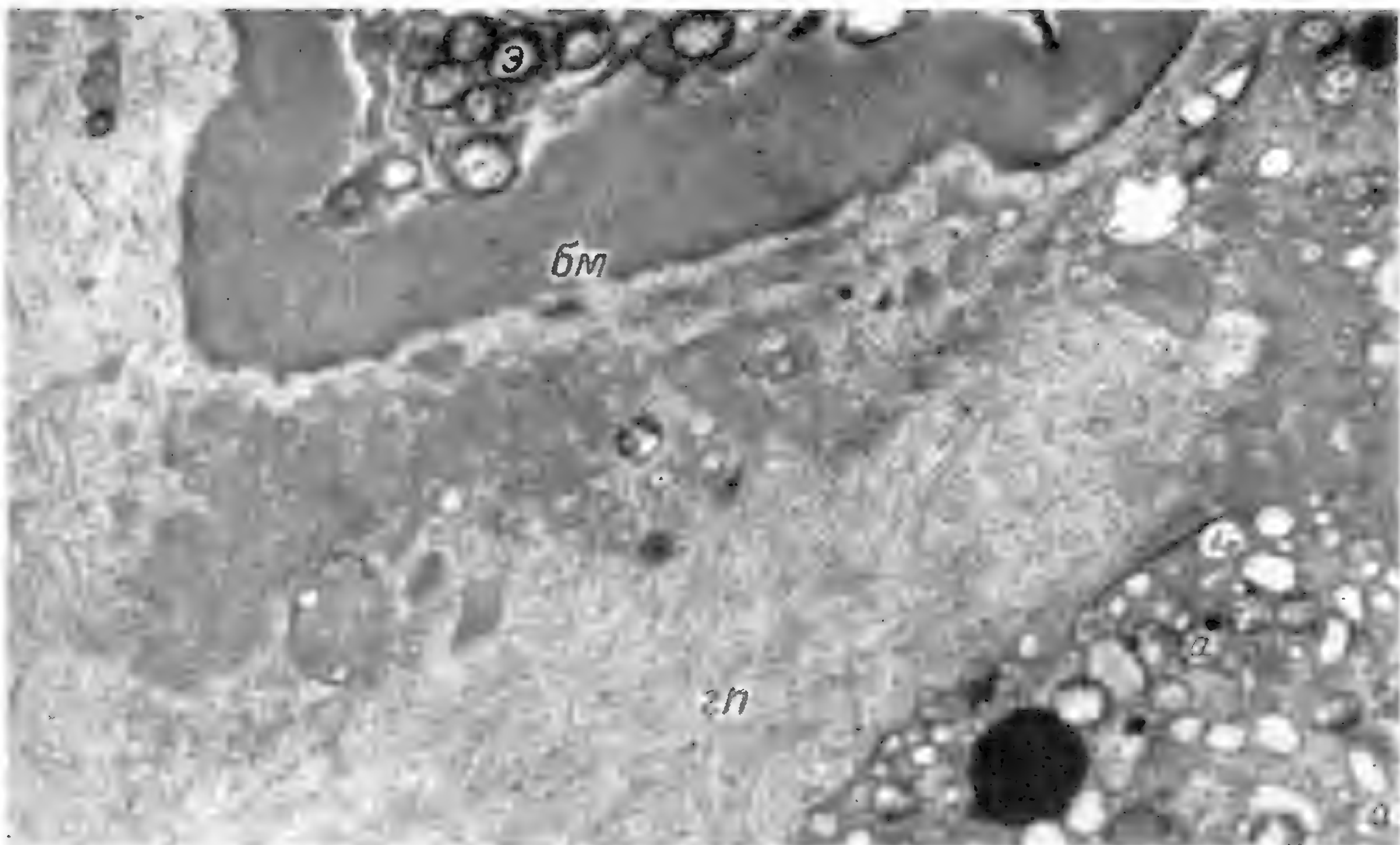


Рис. 3. *Cucumaria frondosa*. **Отделы кишечника: передний нисходящий (*а*), задний нисходящий (*б*), ректальный (*в*, *г*).**

1 — внутренний эпителий; *2* — гемальное пространство; *3* — базальная мембрана; *4* — целомический эпителий; *5* — мукоидные субстанции. *Стрелками* указаны глобулы. Паральдегид-фуксин (*а*, *г*); толуидиновый синий (*б*); гематоксилин-эозин (*в*). Ув. ×120 (*а*, *в*); ×240 (*б*); ×150 (*г*).



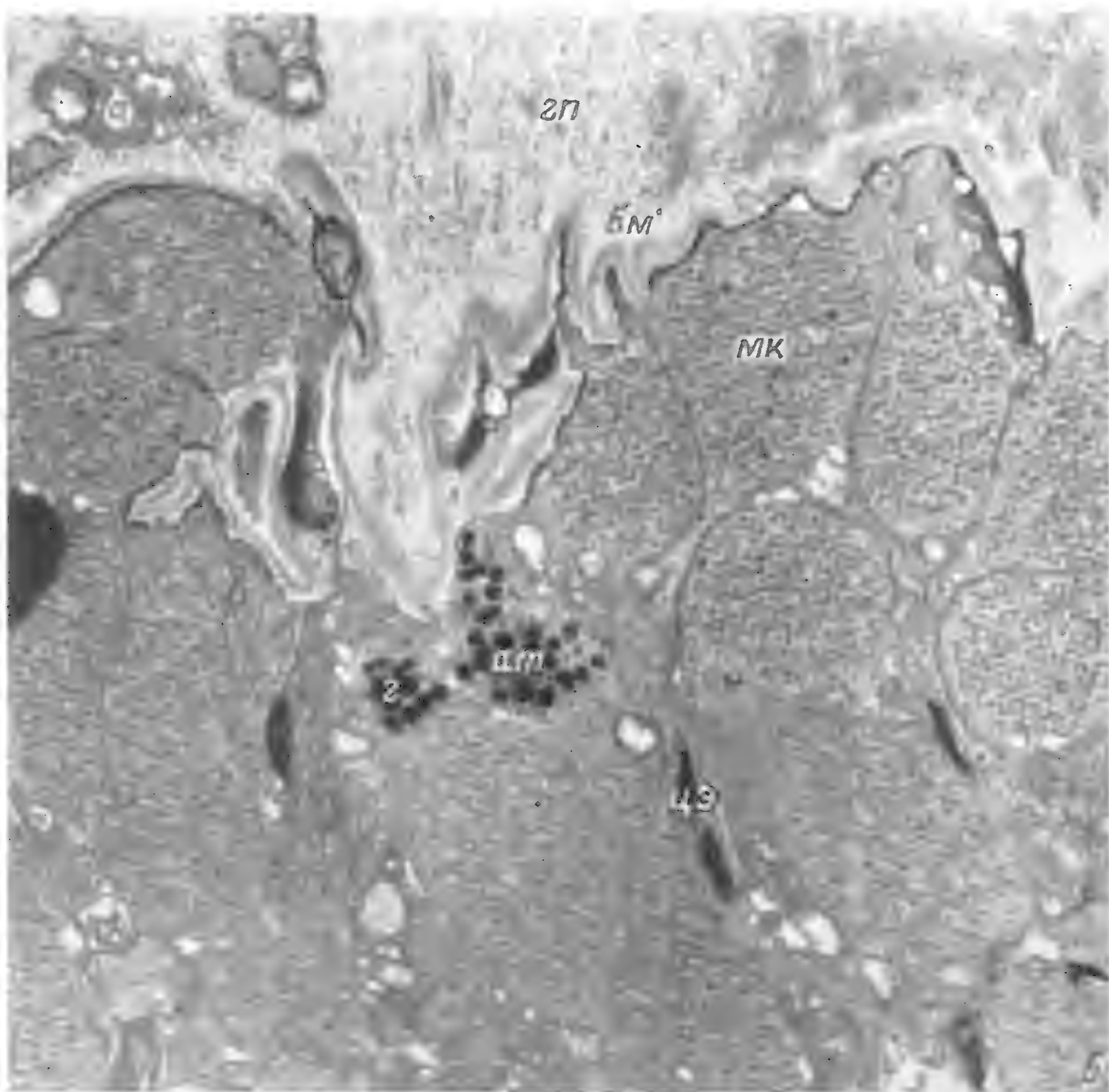
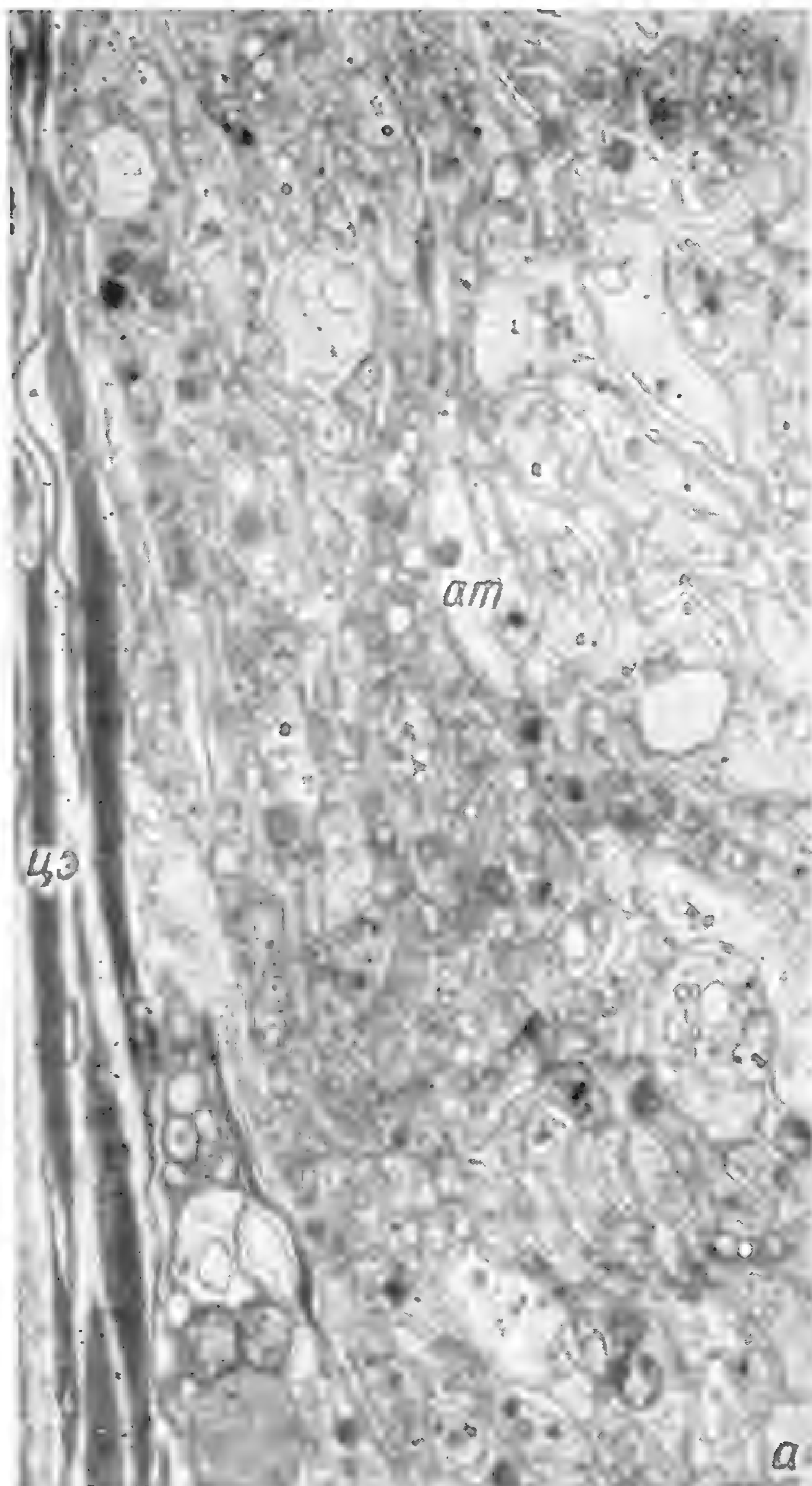


Рис. 4. *Cucumaria frondosa*. **Средняя восходящая петля кишечника.**

Участки гемального синуса, прилежащие к внутреннему эпителию (*а*) и к внутреннему продольному мышечному слою (*б*). Ув. × 12 000 (*а*); ×15 000 (*б*).



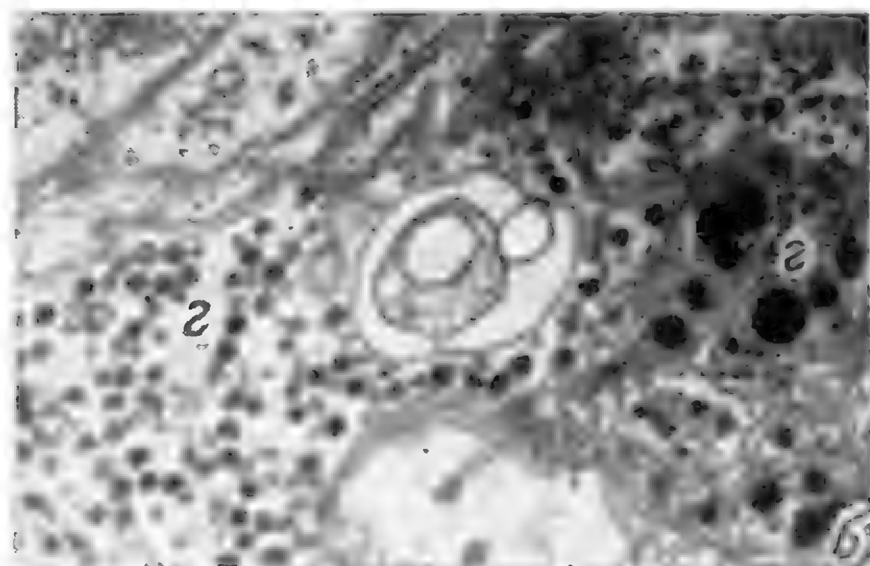


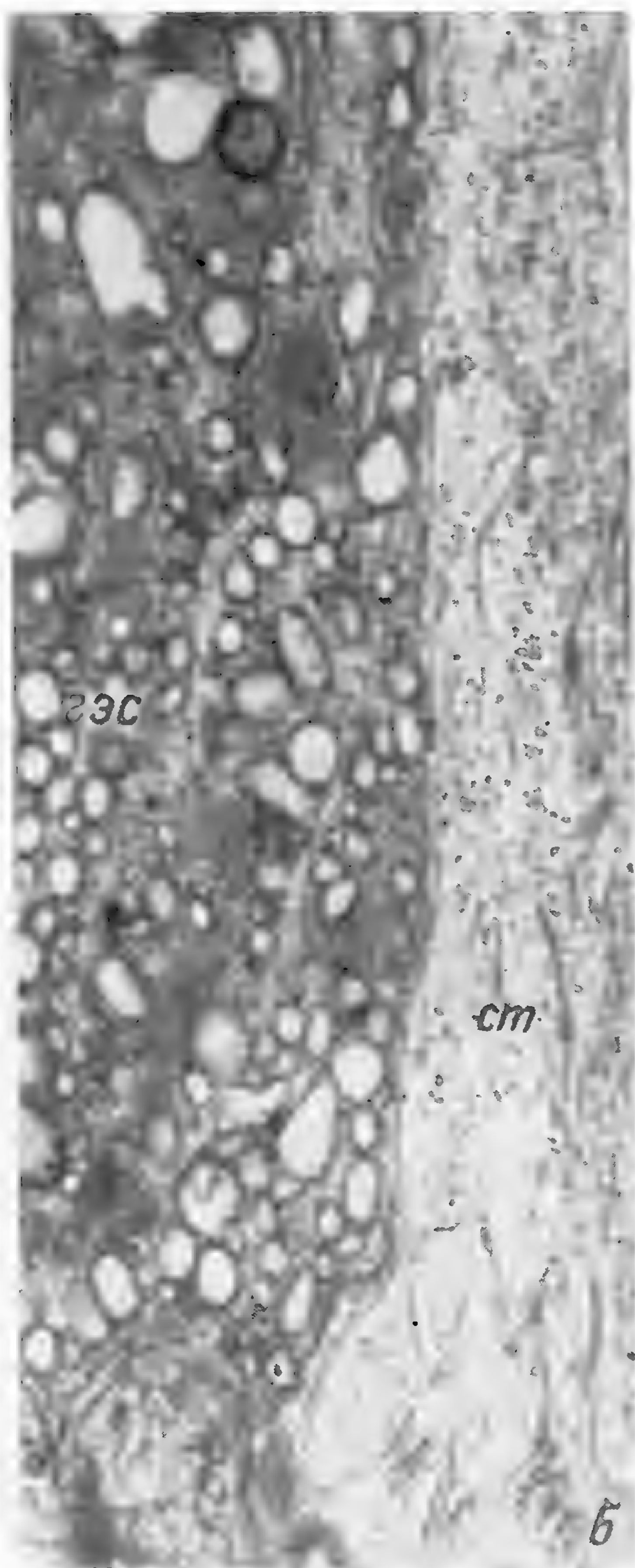


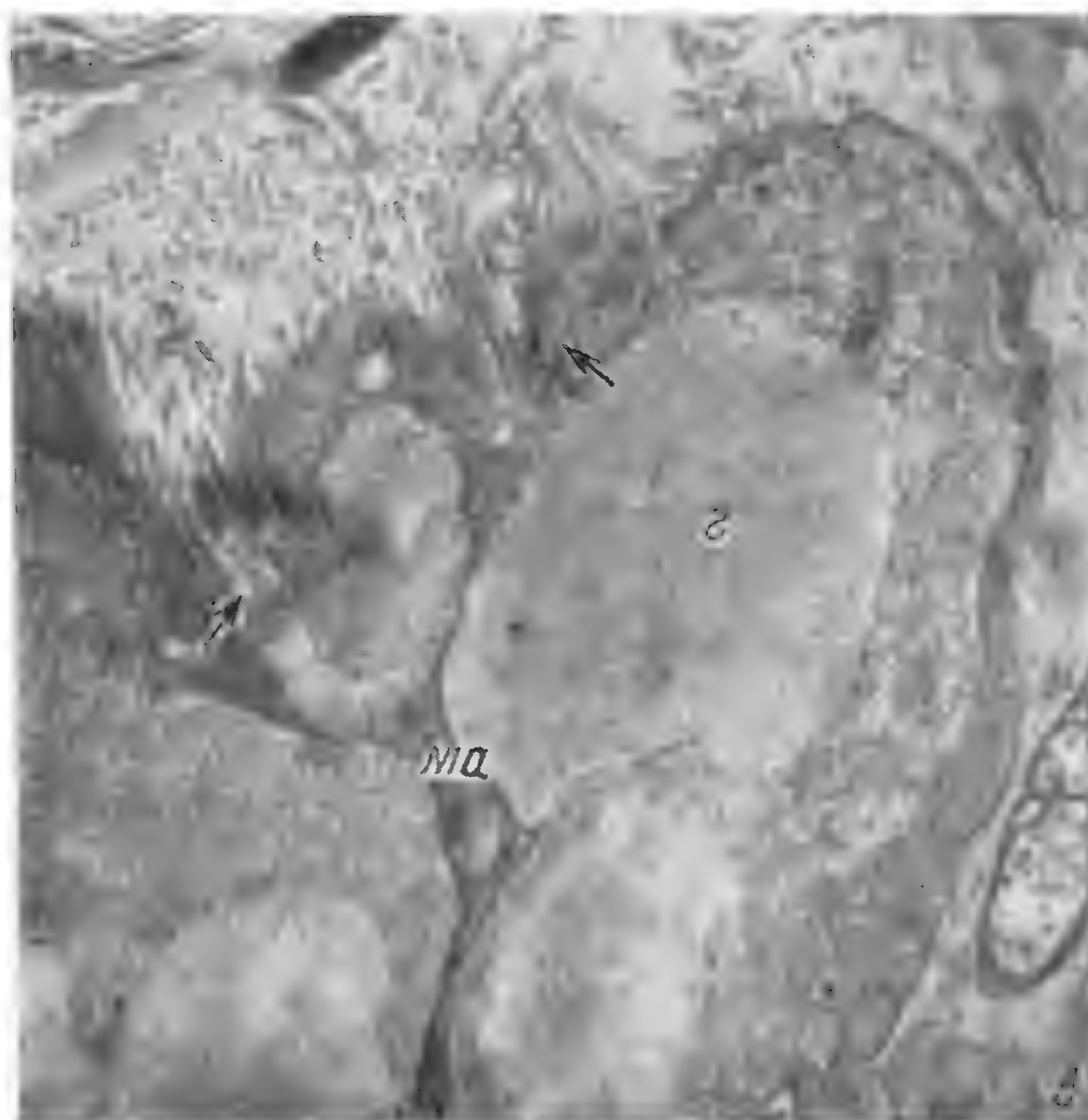


Рис. 5. *Cucumaria frondosa*. Средняя восходящая петля кишечника.

Профили аксонов нервных клеток (*а*, *б*) и участки целомического эпителия (*в*, *г*). Ув. ×17 000 (*а*); ×16 500 (*б*); ×45 000 (*в*); ×15 000 (*г*).







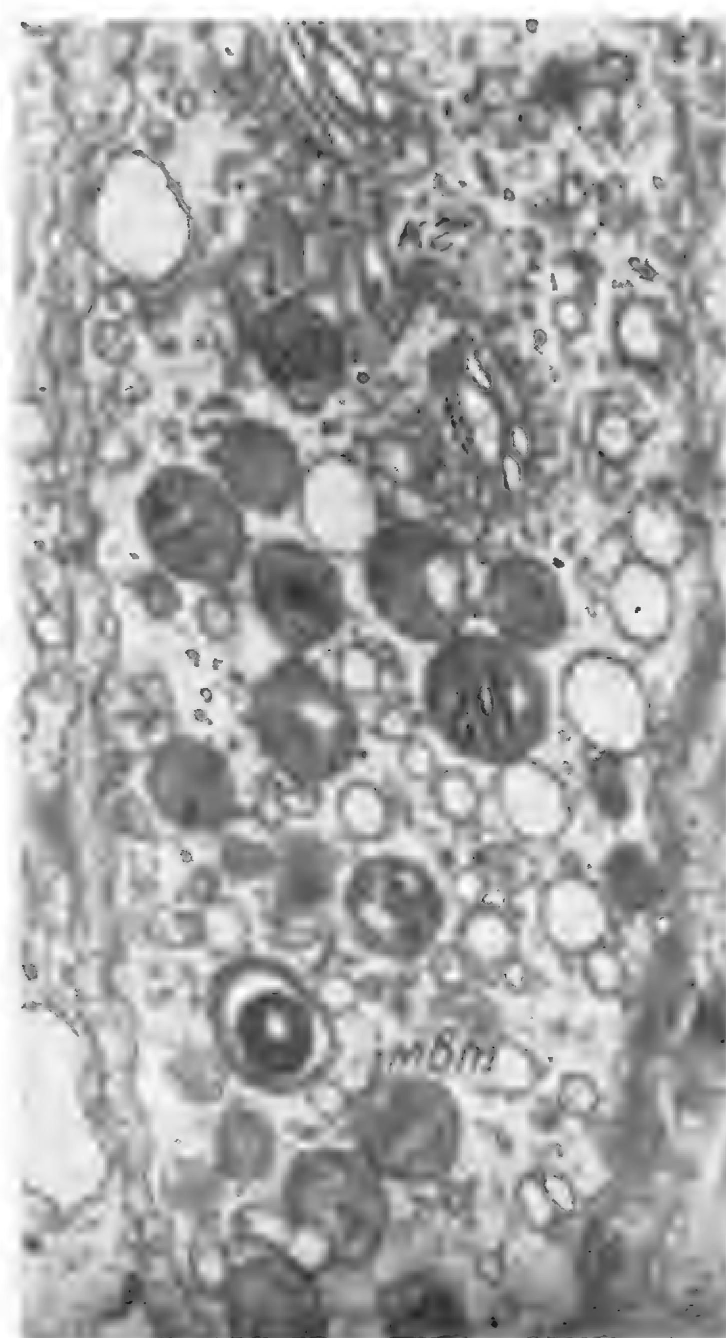
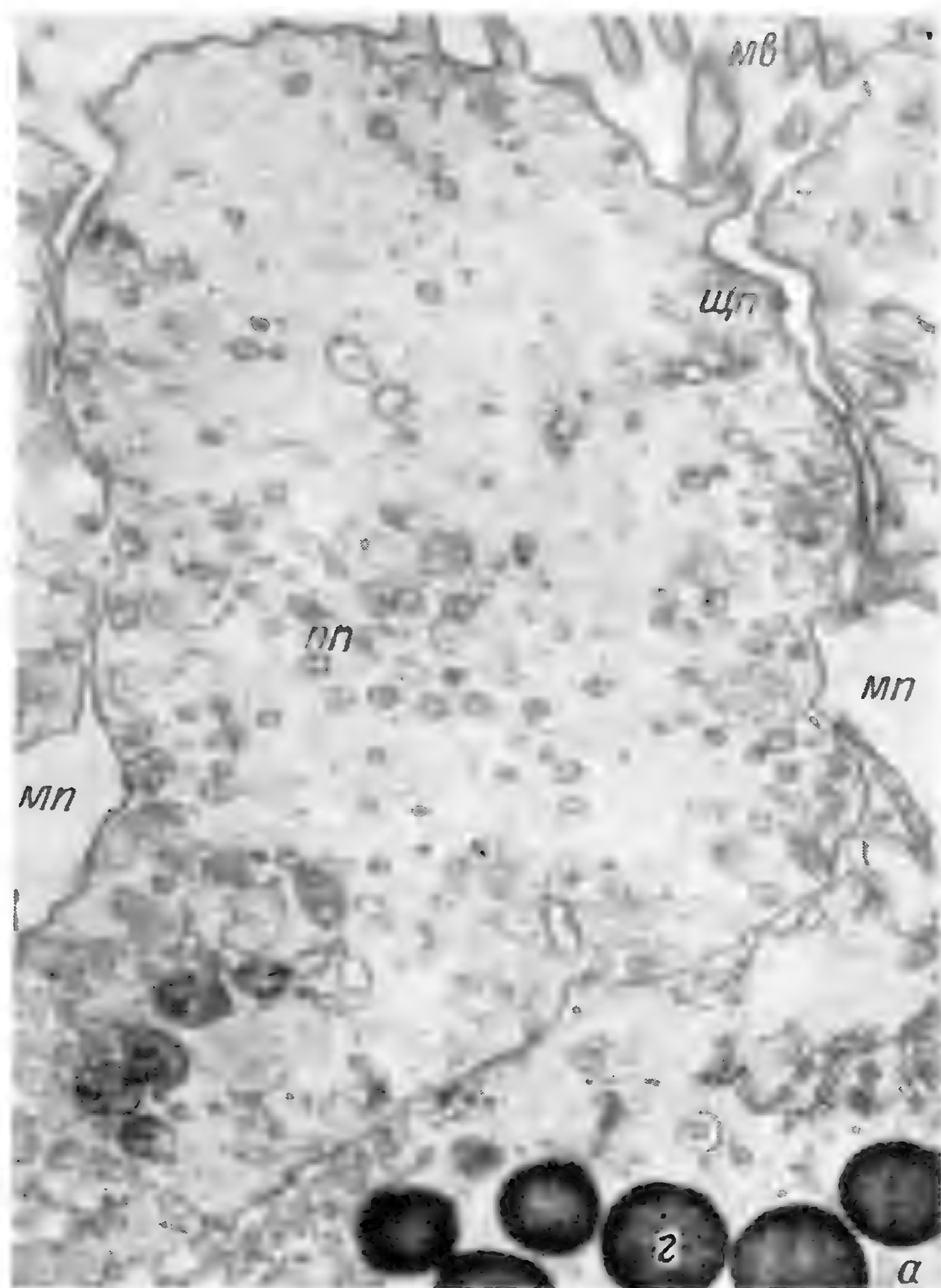


Рис. 6. *Cucumaria frondosa*. Апикальные (*а*) и базальные (*б—г*), участки выстилающего эпителия зоба.

Стрелками показана связь фибрилл с цитоплазмой амебоцита. Ув. ×33 000 (*а*); ×16 500 (*б*, *г*); ×15 000 (*в*).





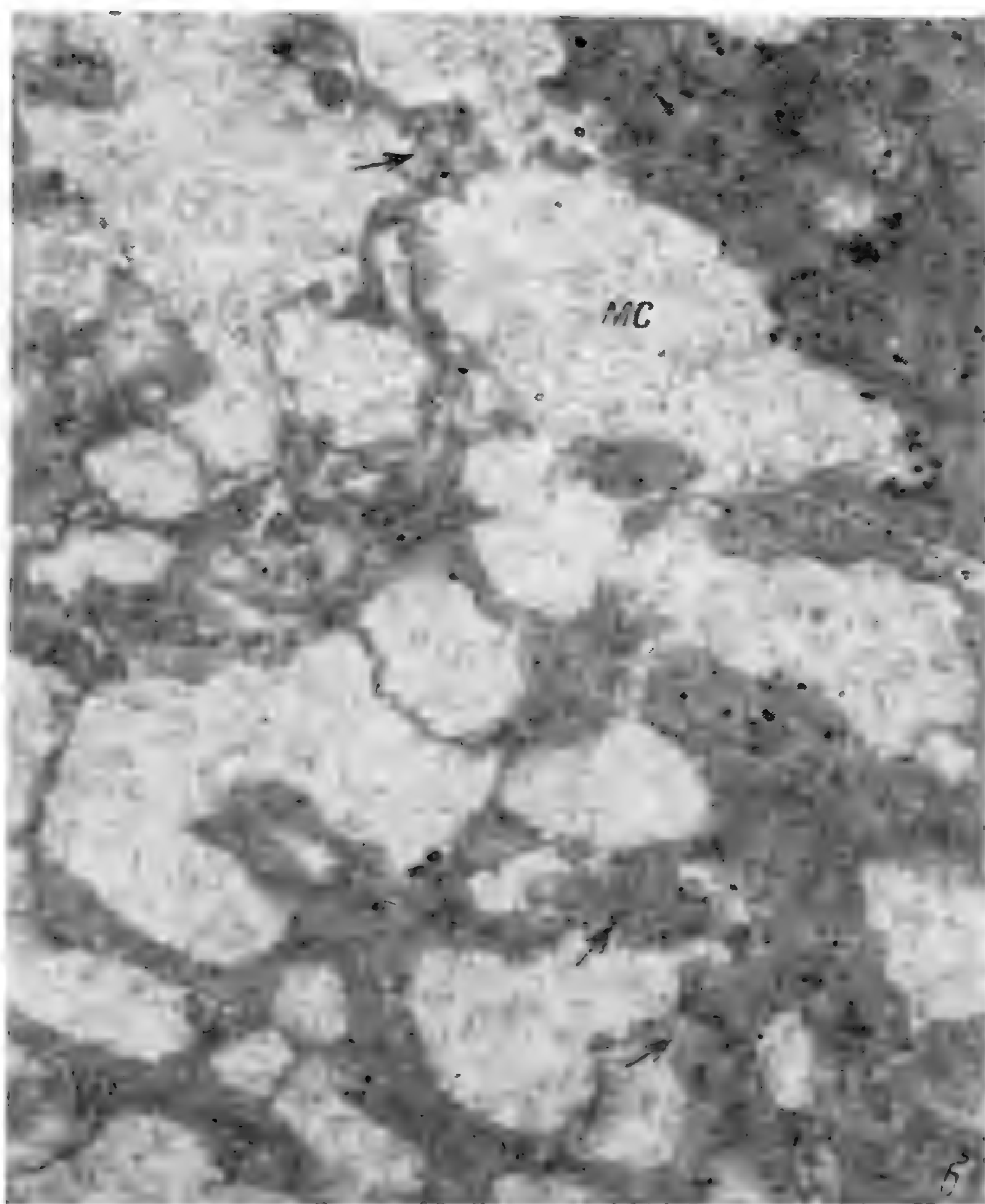
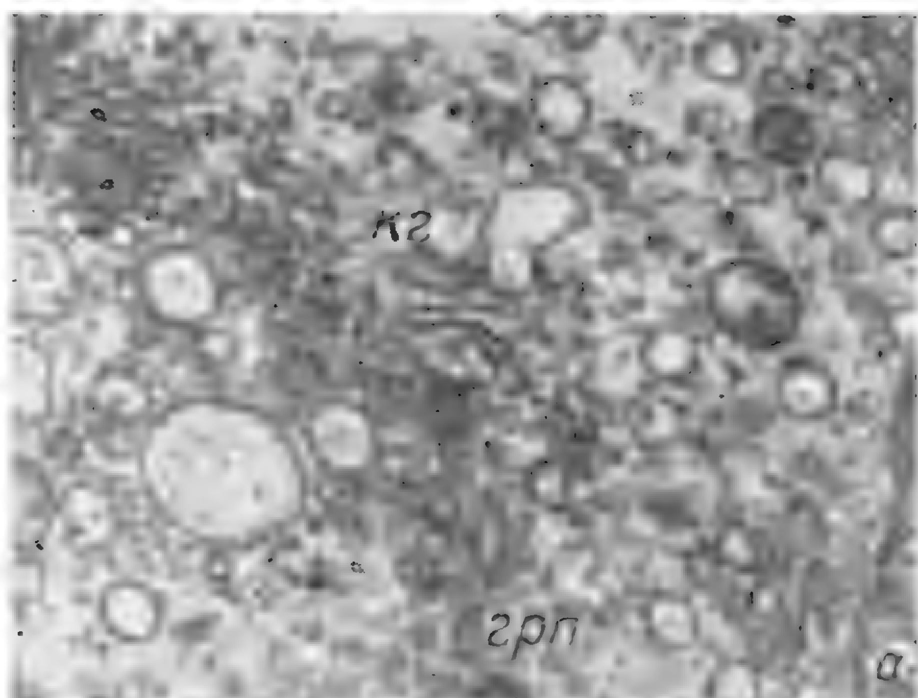
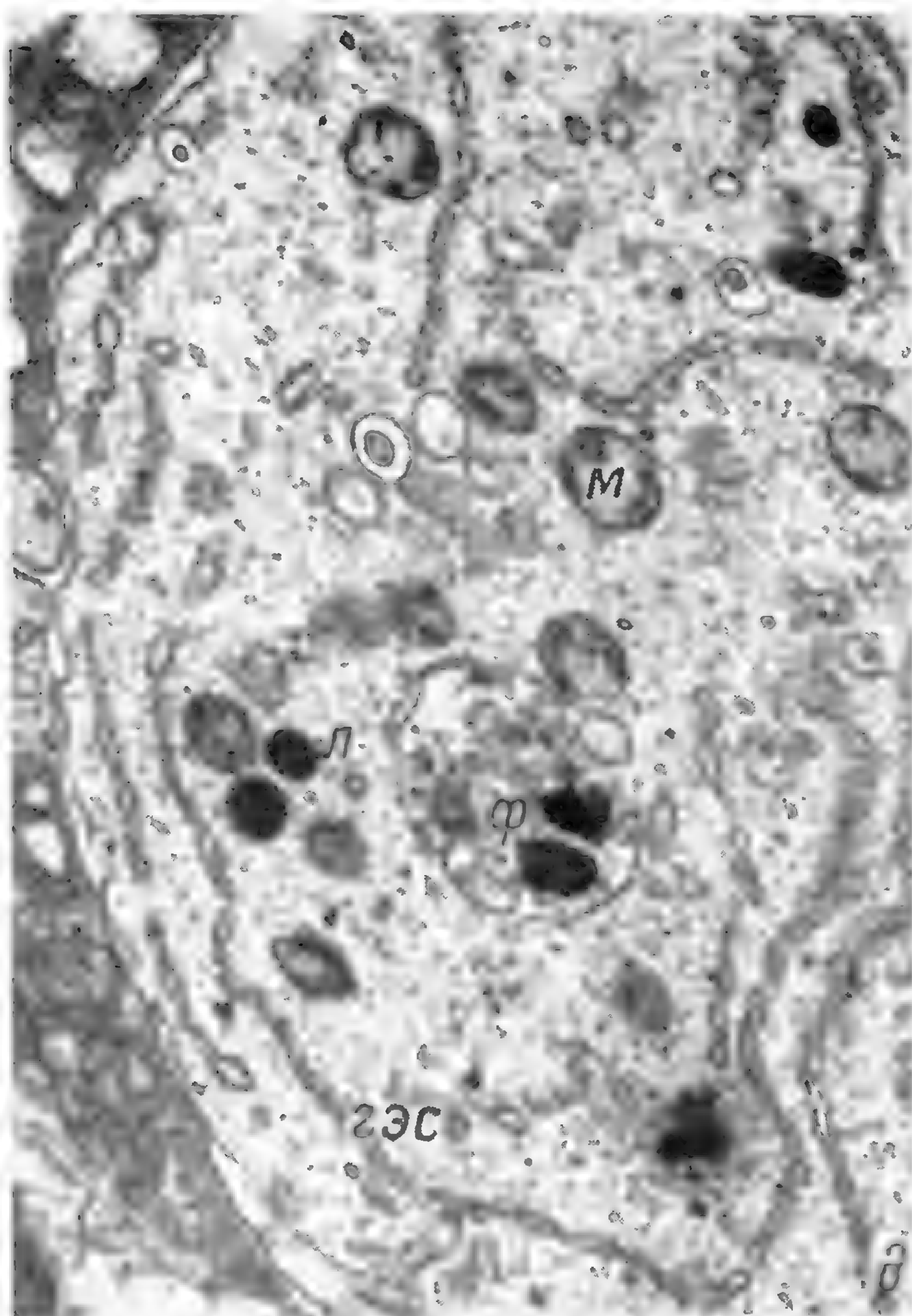
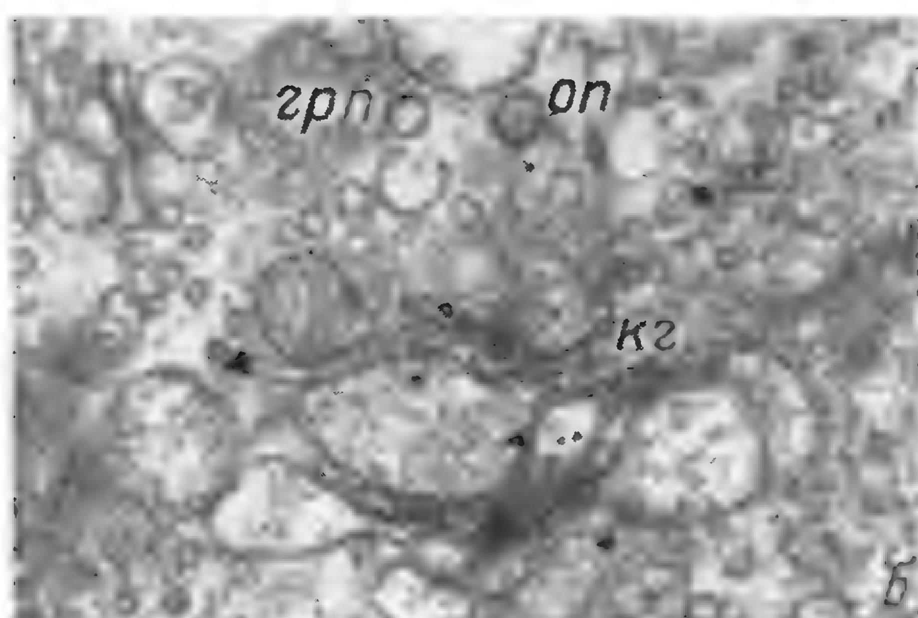


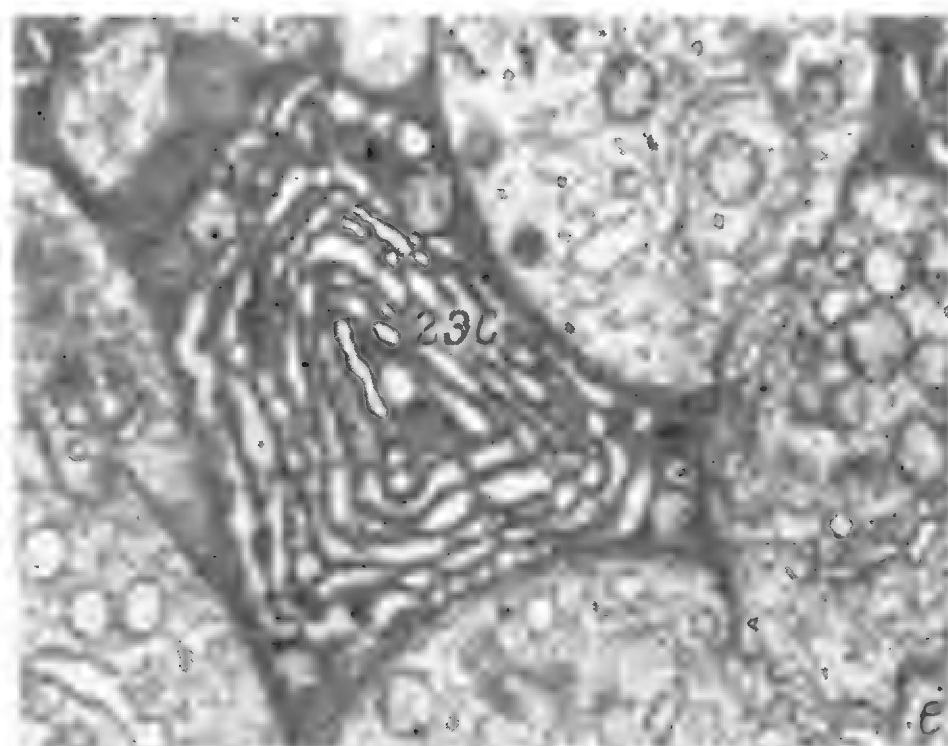
Рис. 7. *Cucumaria frondosa*. Участки цитоплазмы пищеварительных клеток в средней восходящей (*а*, *в*) и передней нисходящей (*б*) петлях кишечника.

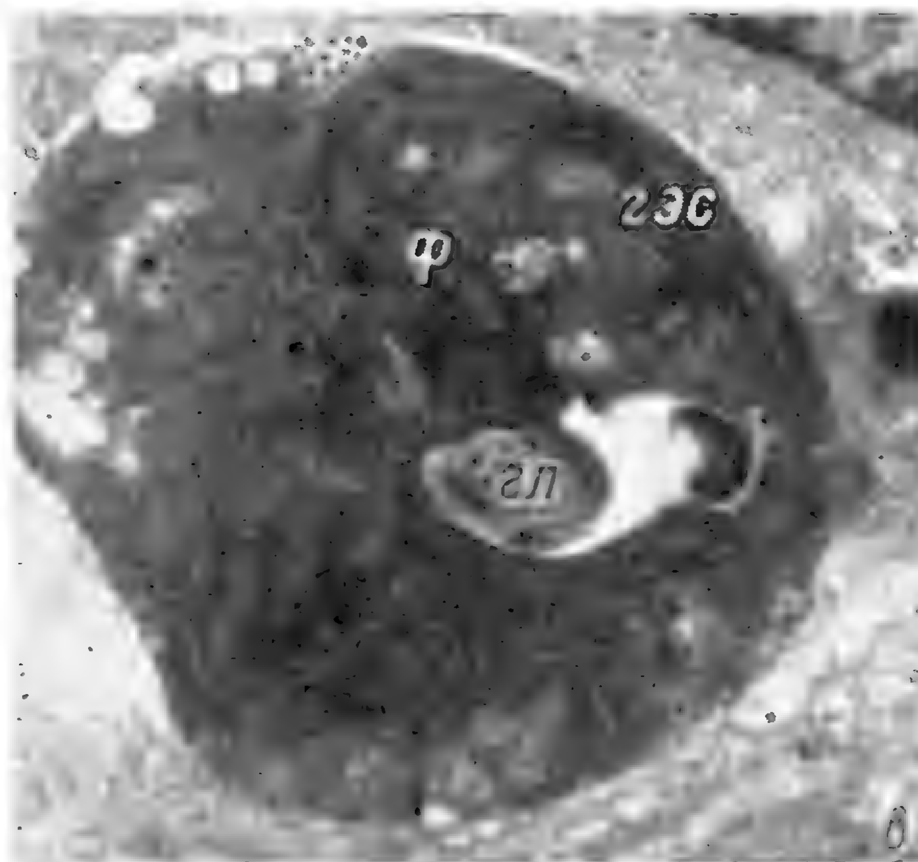
Стрелками показаны микропузырьки. Ув. ×15 000 (*а*, *б*); ×30 000 (*в*).

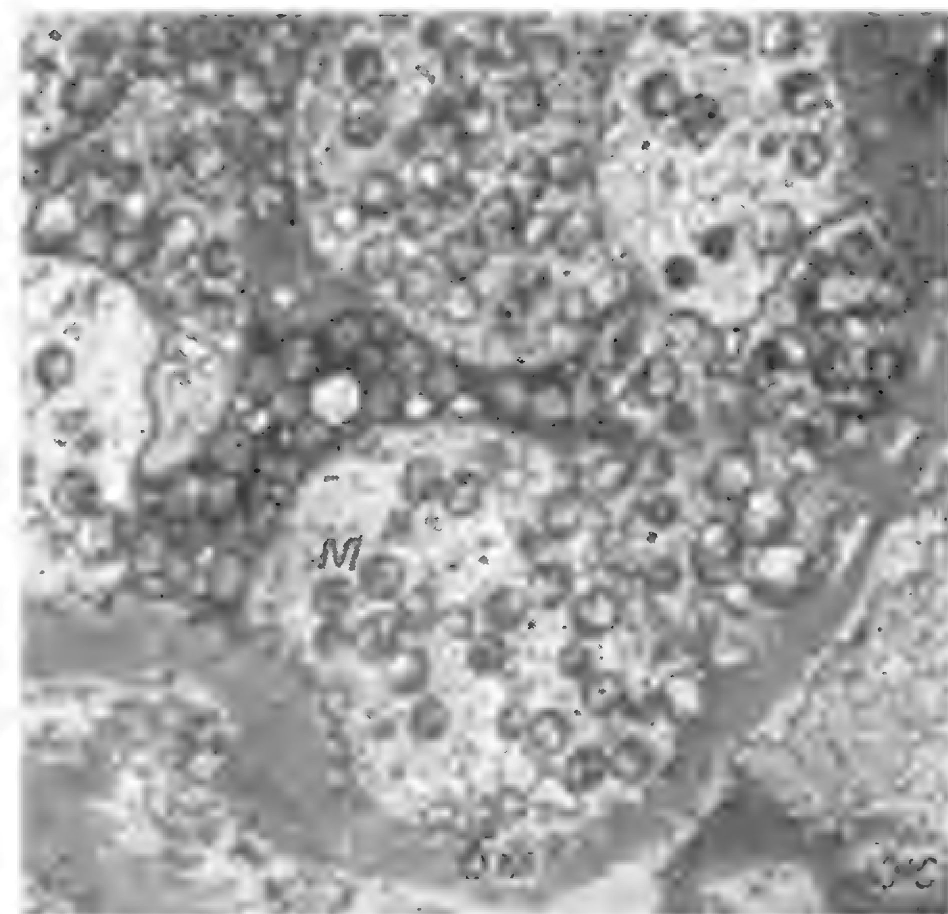












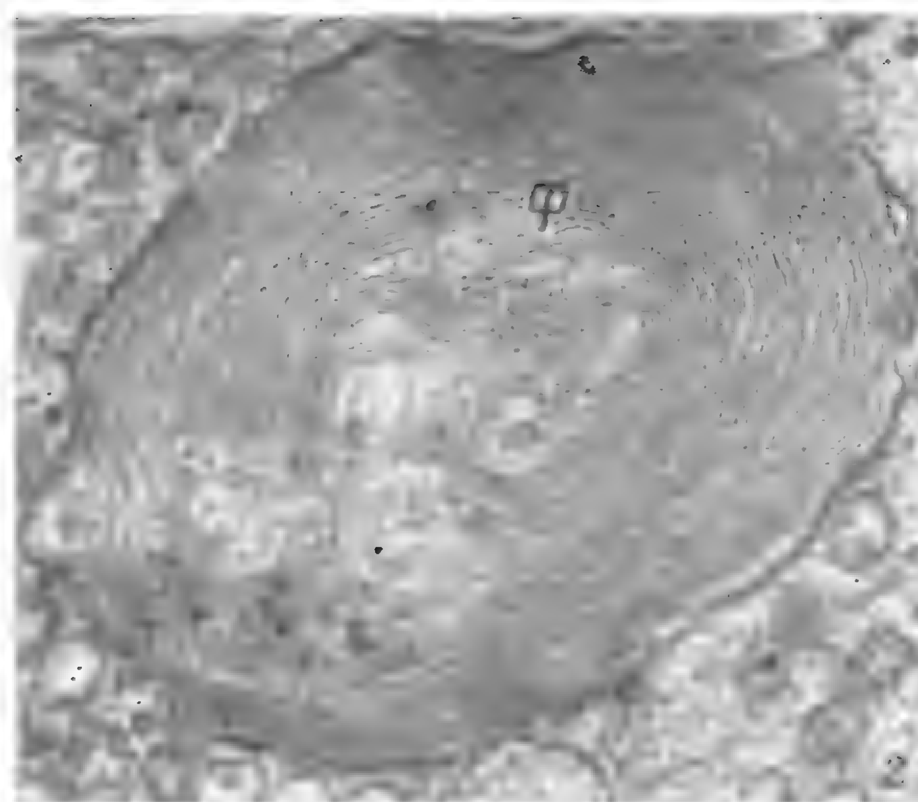


Рис. 8. *Cucumaria frondosa*. **Участки цитоплазмы пищеварительных клеток в средней восходящей (*а—г*) и передней нисходящей (*д—ж*) петлях кишечника.**

Ув. ×15 000 (*а, в*); ×30 000 (*б, г*); ×20 400 (*д*); ×16 000 (*е*); ×9 000 (*ж*).

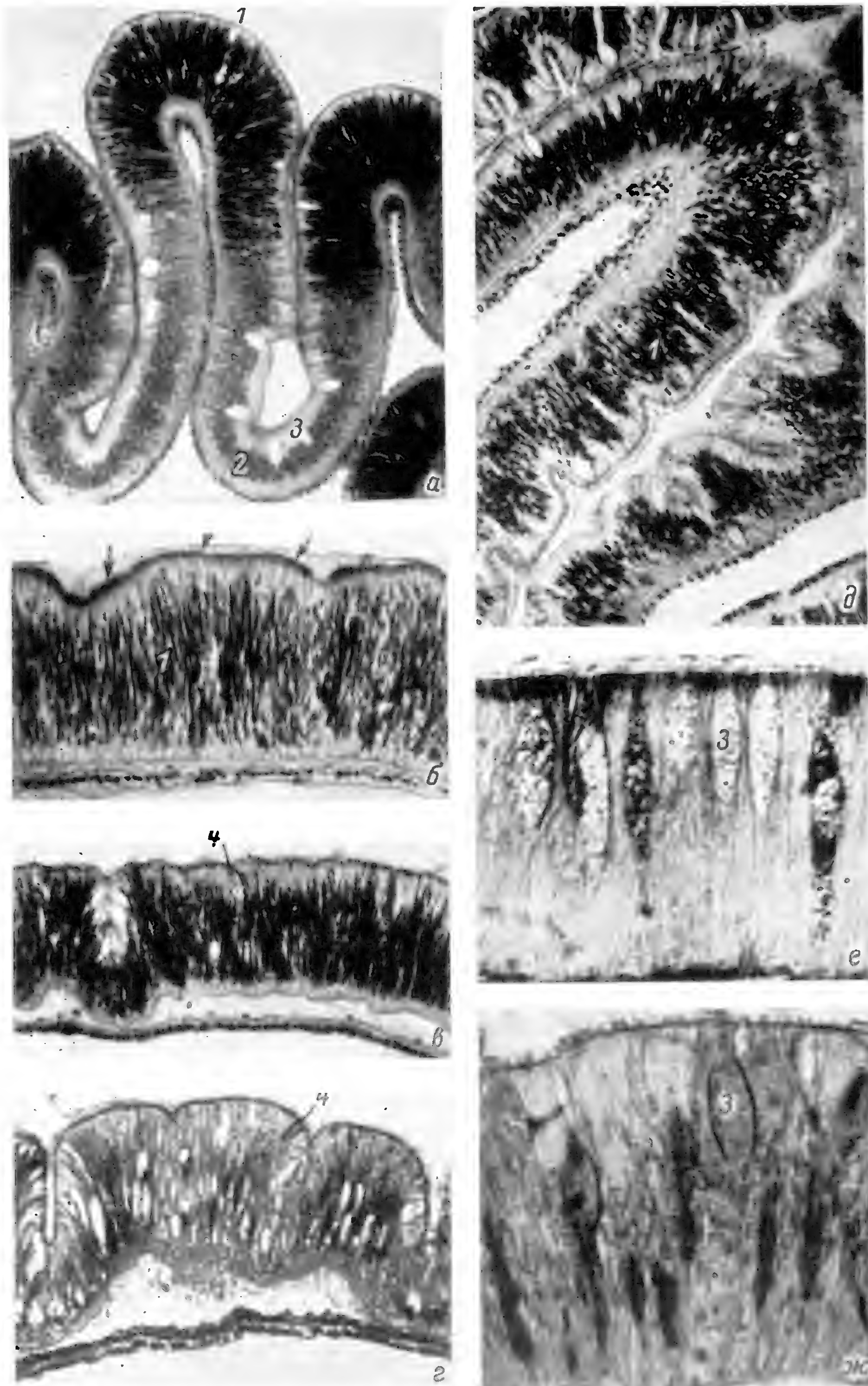
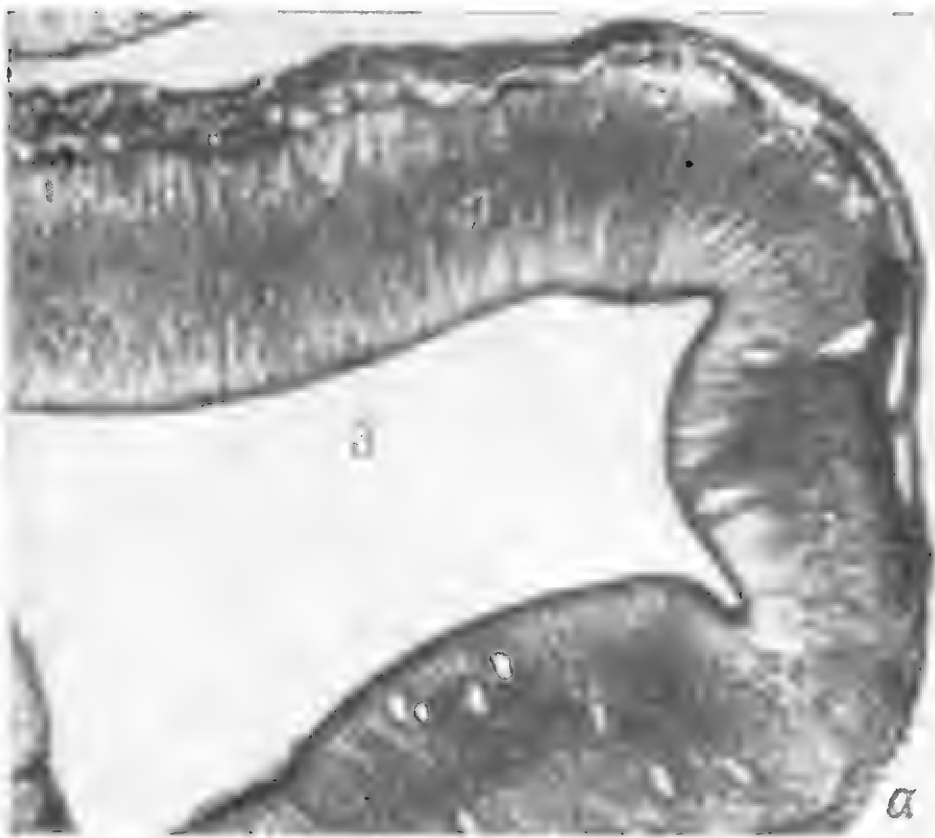
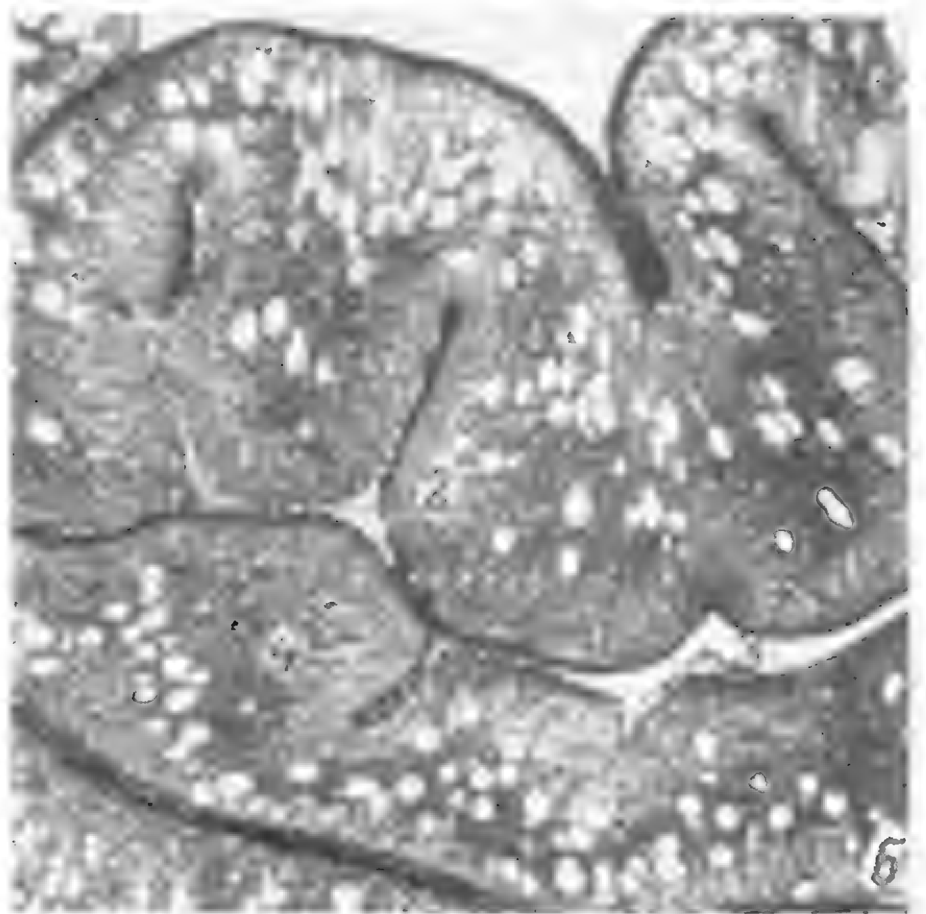
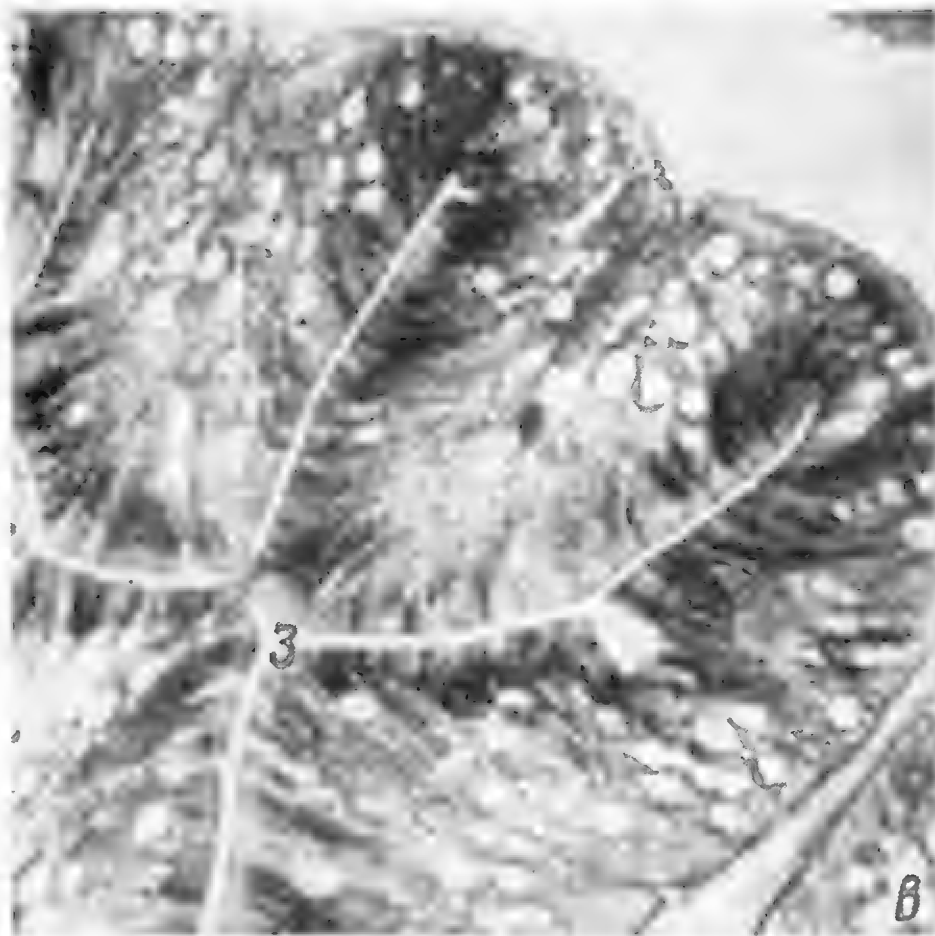


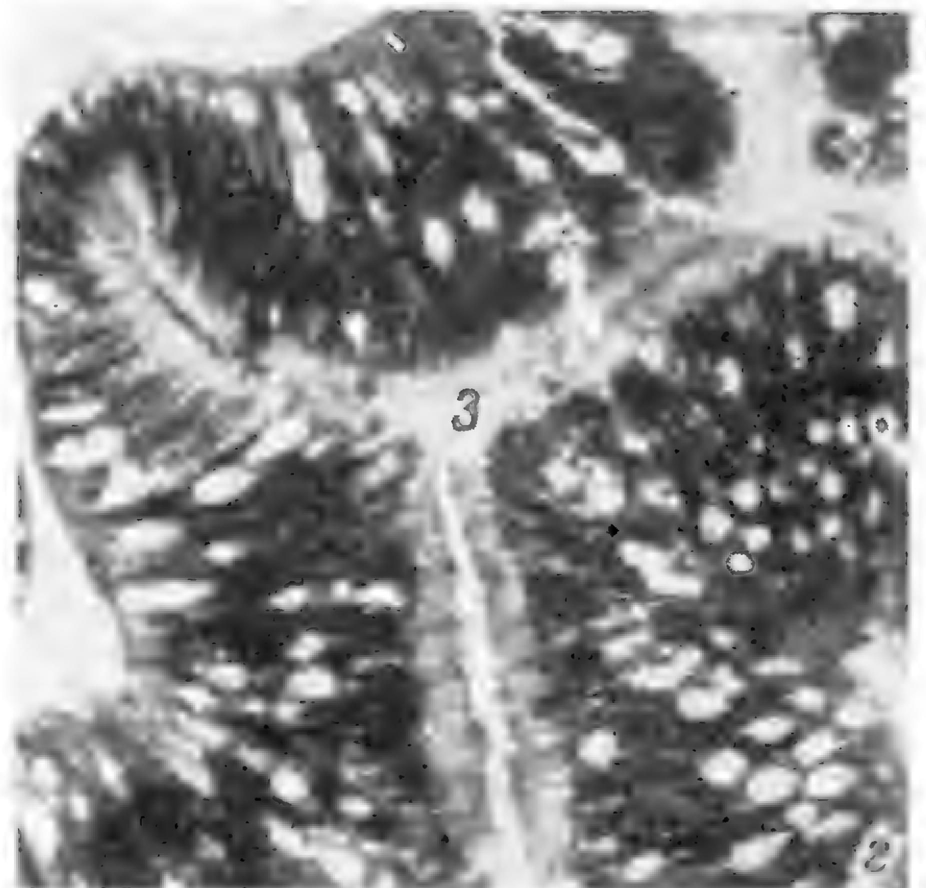
Рис. 10. *Asterias rubens*. Кардиальный (*а*, *б*, *д*—*ж*) и пилорический (*в*, *г*) участки желудка.

1 — специализированные клетки; *2* — типичные клетки; *3* — слизистые клетки; *4* — зимогенные клетки. *Стрелками* показаны базальные тельца. Гематоксилин-эозин (*а*—*д*, *ж*); ПАС-реакция (*е*). Ув. ×187.5 (*а*, *д*, *в*); ×375 (*б*); ×250 (*г*); ×480 (*е*); ×600 (*ж*).











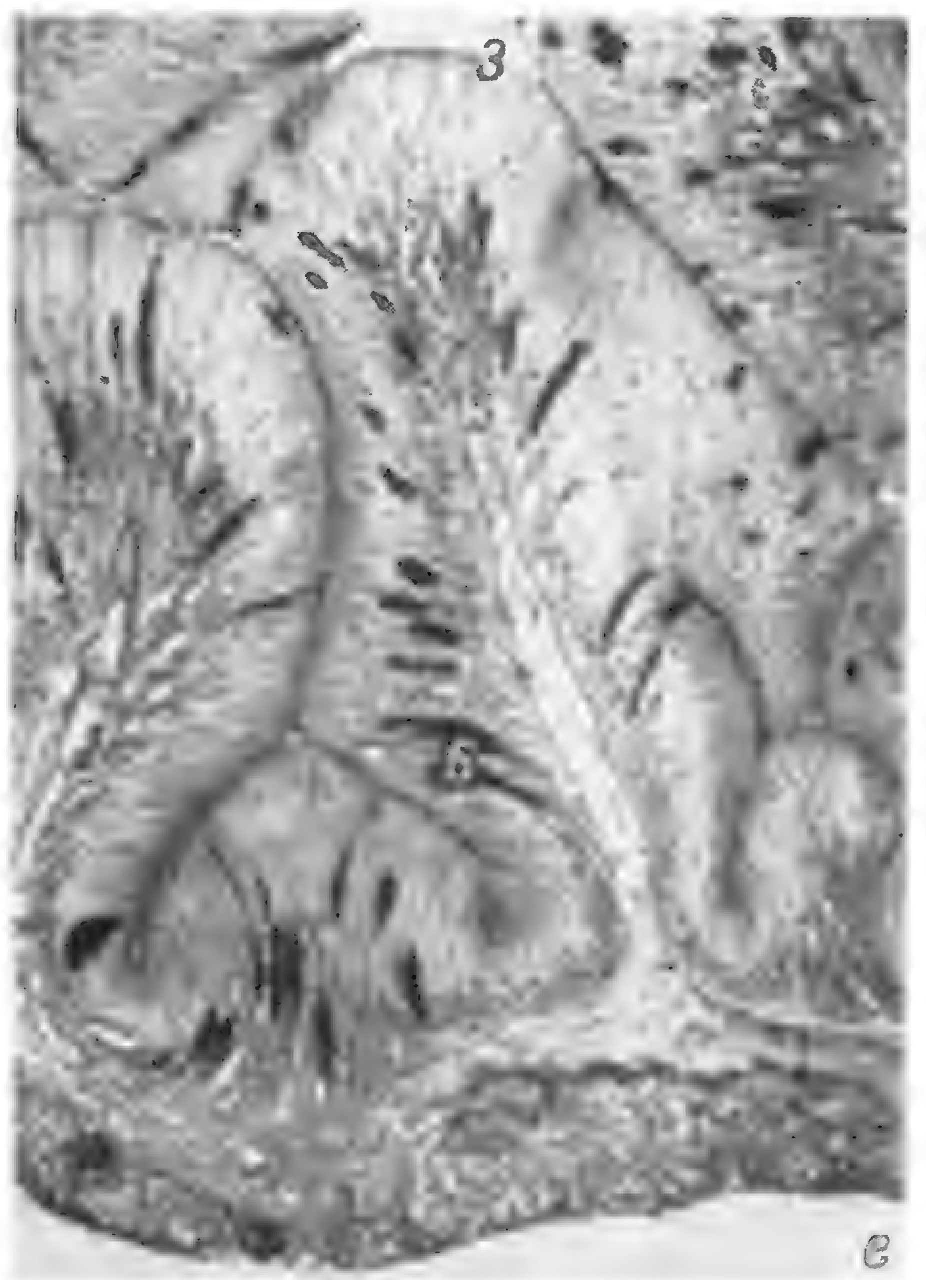
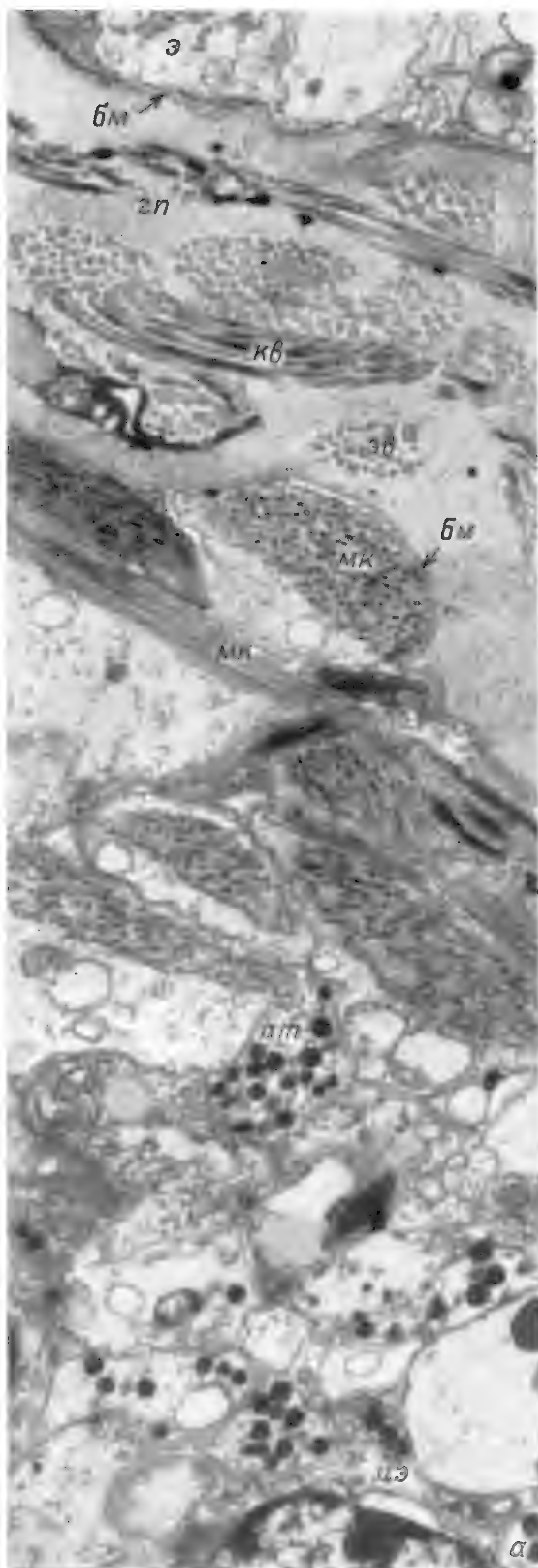


Рис. 11. *Asterias rubens.* Центральный пилорический проток (*а*) и латеральные дивертикулы пилорического выроста (*б—д*); ректальный вырост (*е*).

1 — специальные (current producers) клетки; *2* — пищеварительные клетки; *3* — просвет; *4* — фагоцитарные гранулы; *5* — базальная мембрана; *6* — бокаловидные клетки. Гематоксилин-эозин (*а*, *б*, *д*); ПАС-реакция (*в*, *г*, *е*). Ув. ×150 (*а*, *б*); ×187.5 (*в*, *г*, *е*); ×375 (*д*).



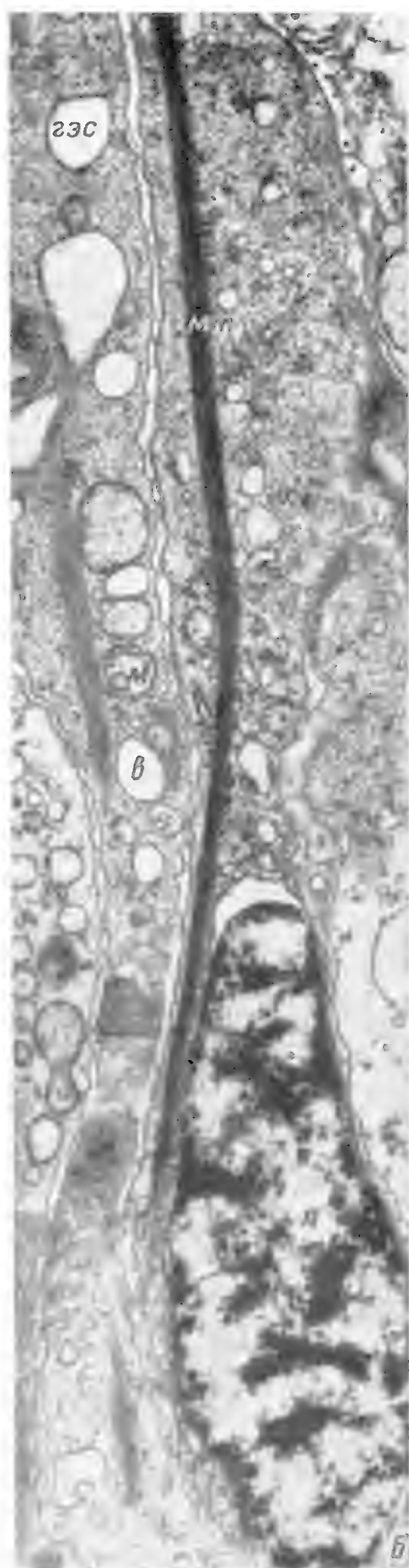


Рис. 12. *Asterias rubens.* Кардиальный желудок. Гемальное пространство и мышечные слои стенки желудка (*а*); околоядерные участки типичных клеток (*б*).
Ув. ×16 000 (*а*); ×17 000 (*б*).

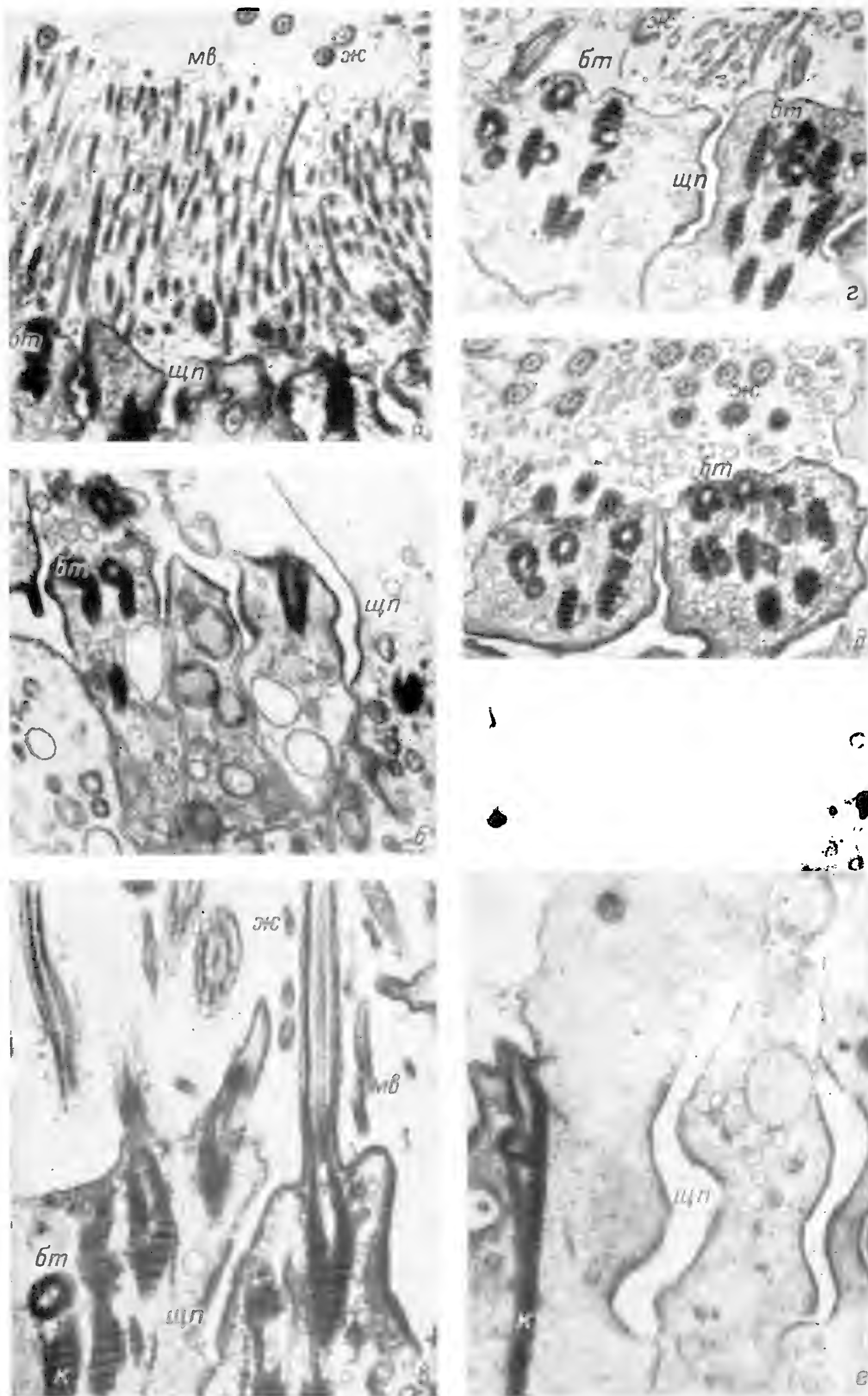
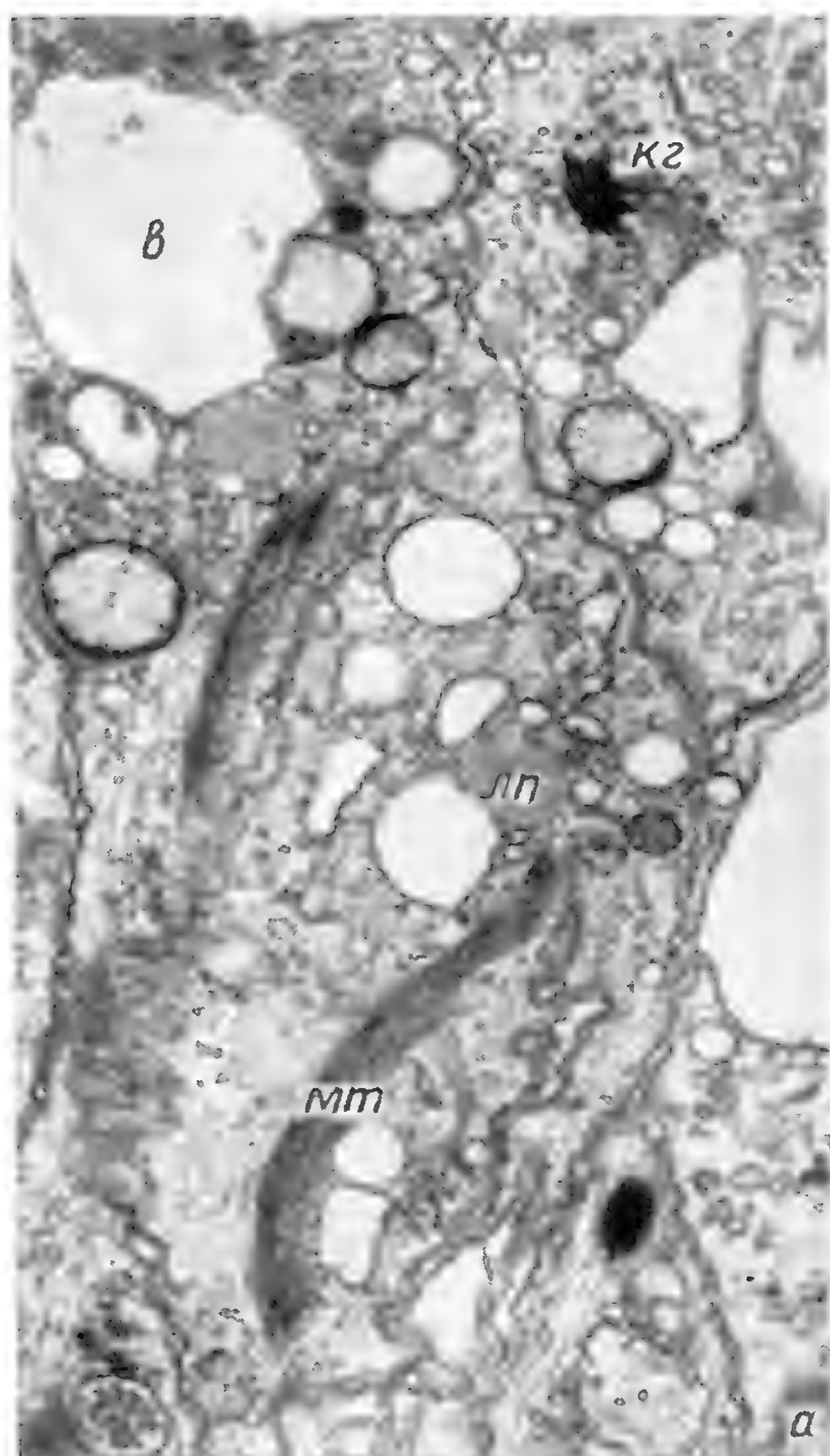
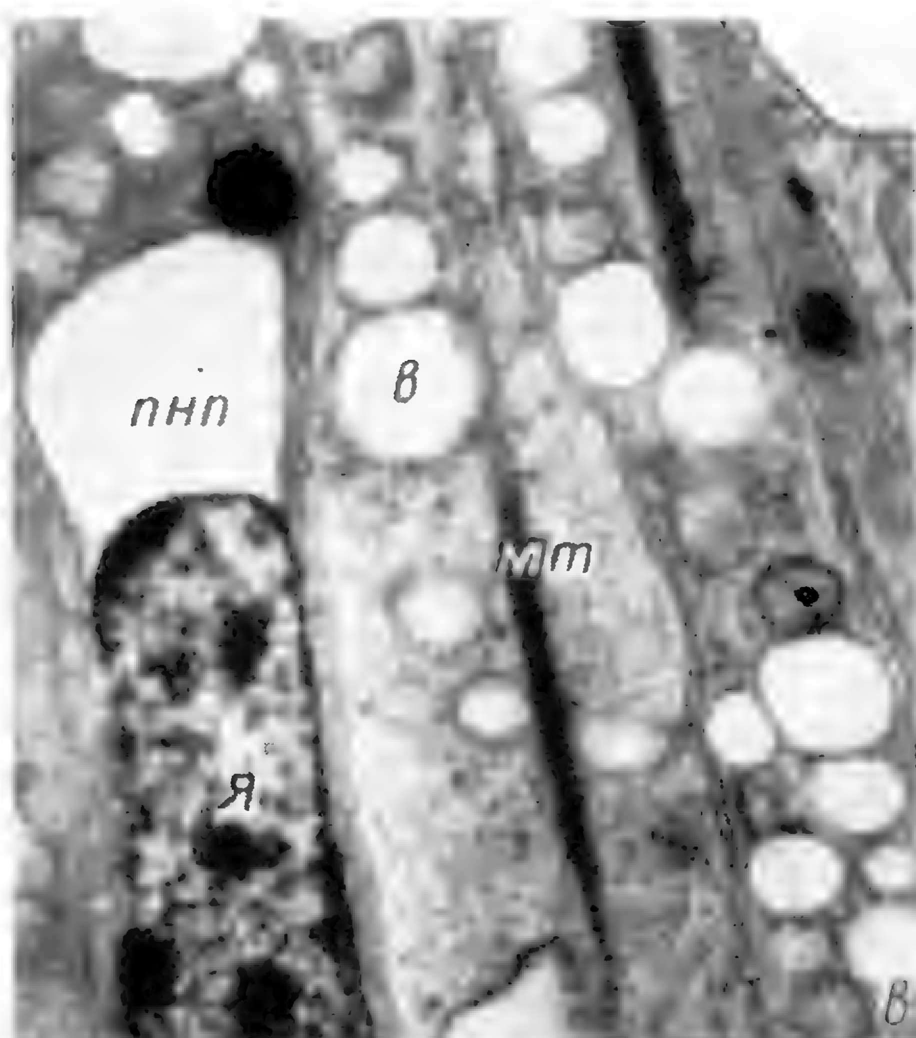


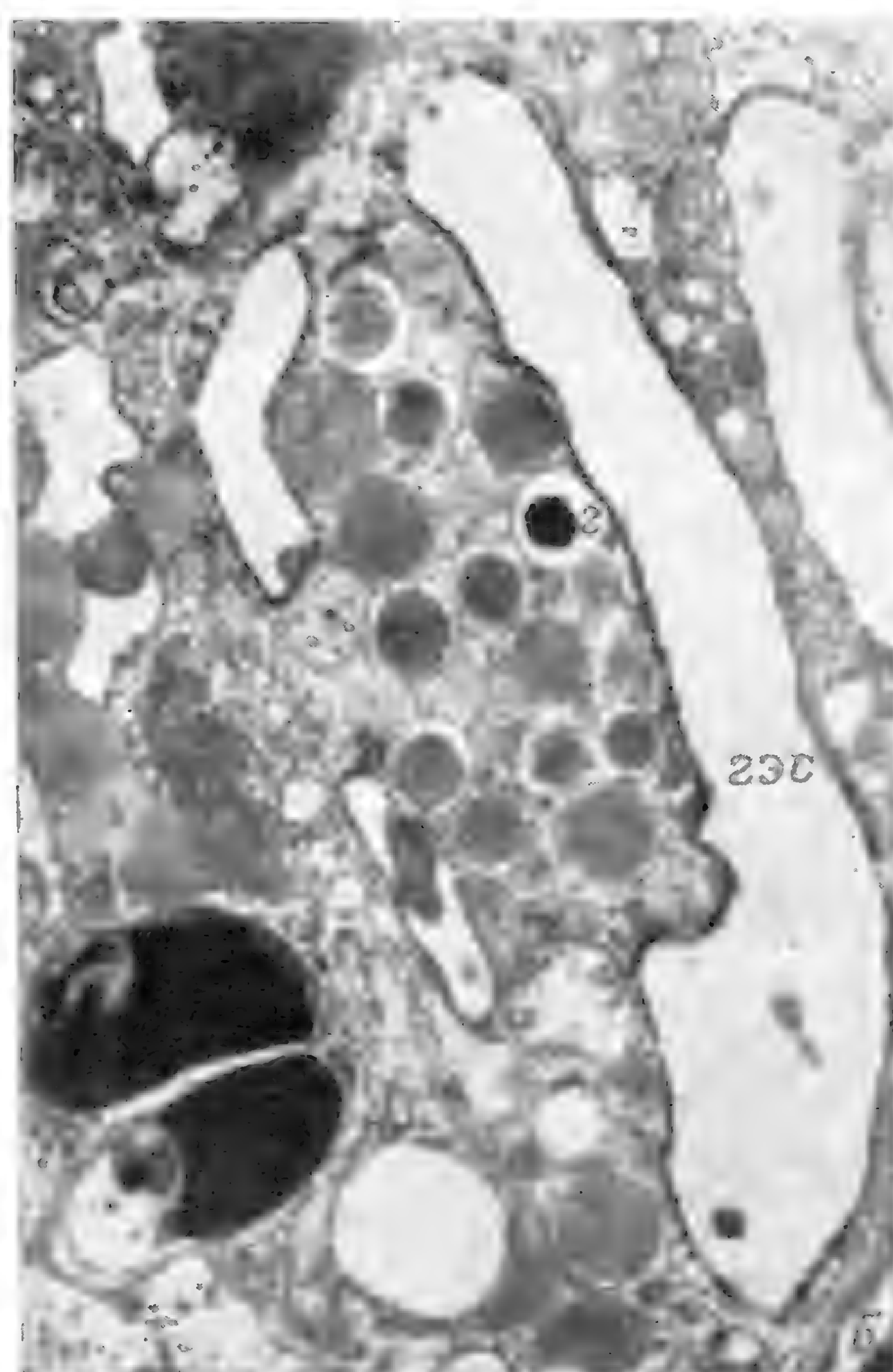
Рис. 13. *Asterias rubens.* Апикальные участки типичных (*а*, *б*) и специализированных (*в*—*д*) клеток кардиального желудка и всасывающих клеток (*е*) пилорического желудка. Ув. ×15 000 (*а*, *г*, *д*); ×22 000 (*б*); ×30 000 (*в*); ×18 000 (*е*).











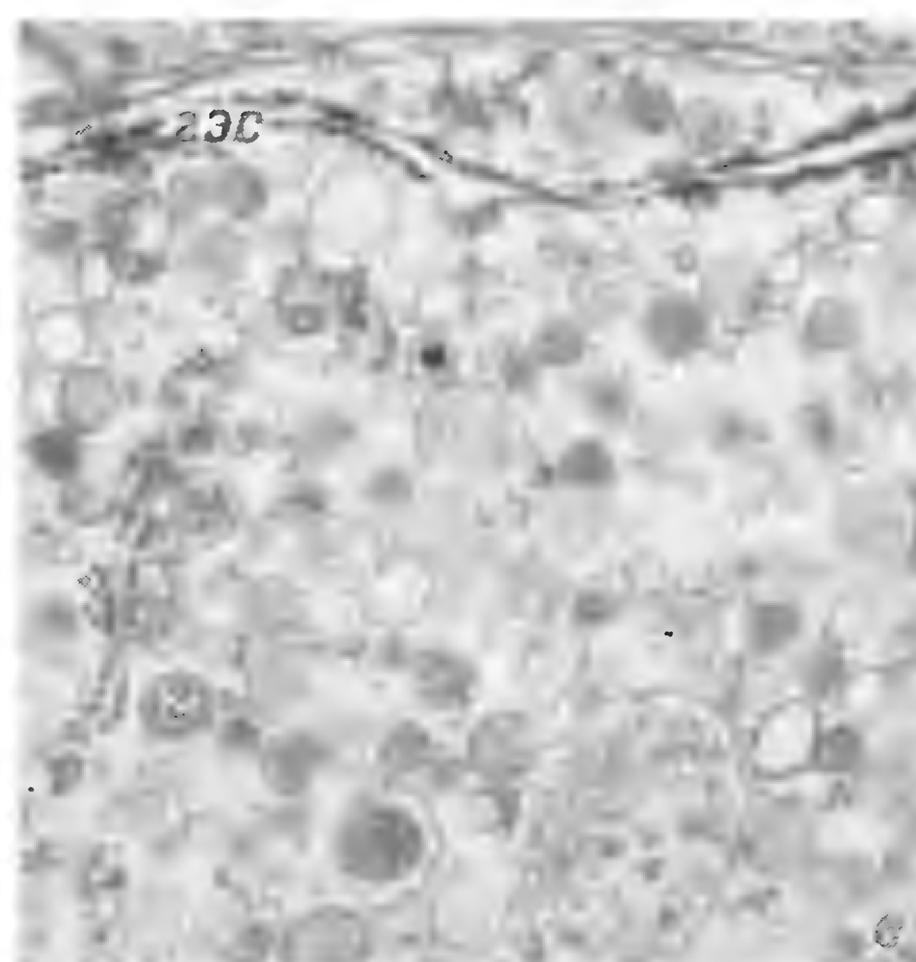
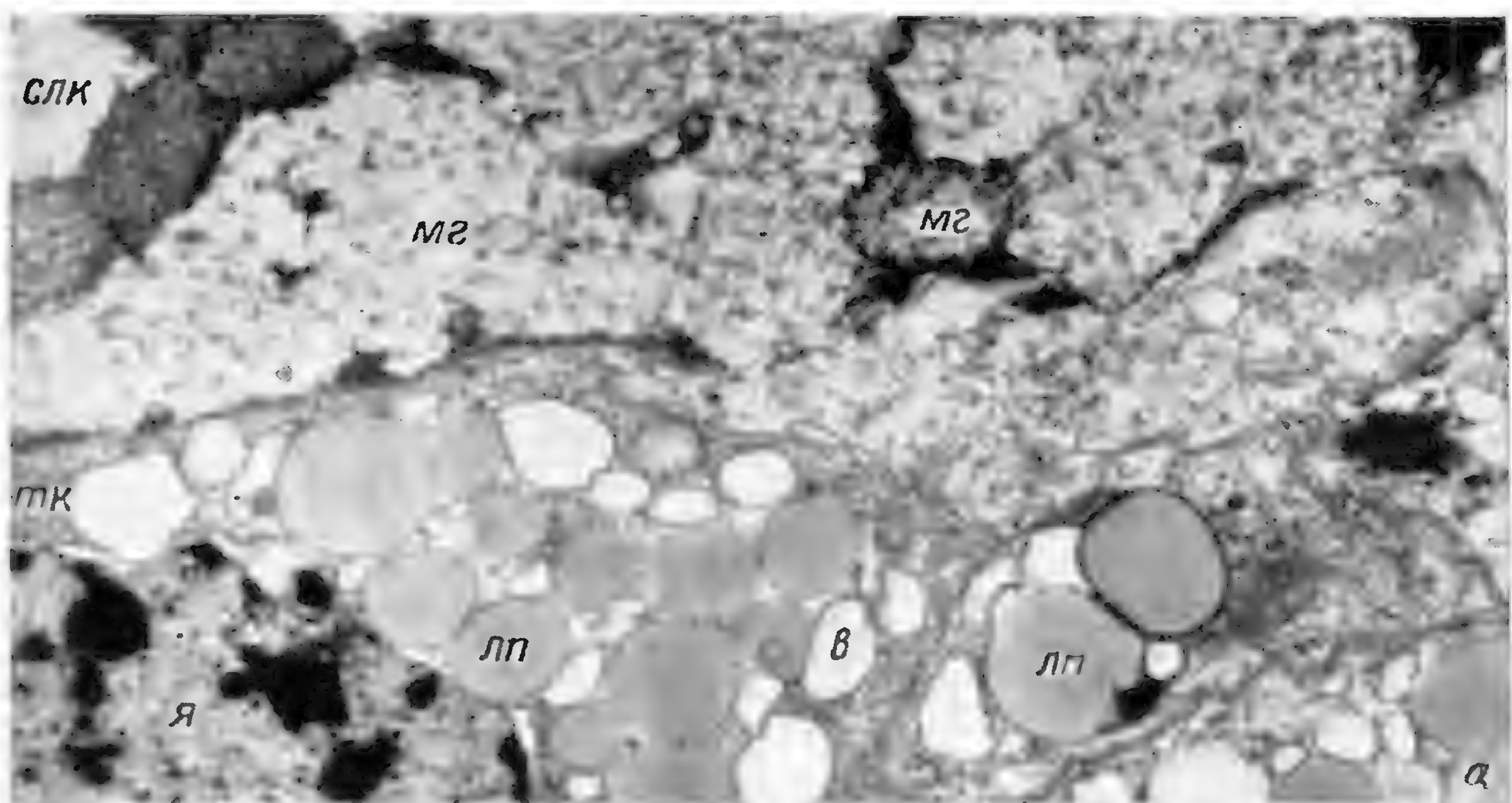


Рис. 14. *Asterias rubens.* Околоядерные участки типичных (*а*), специализированных (*г*, *д*) и эндокриноподобных (*б*, *е*) клеток кардиального желудка и всасывающих (*в*) клеток пилорического желудка.

Ув. ×15 000 (*а—в*, *д*); ×30 000 (*г*, *е*).





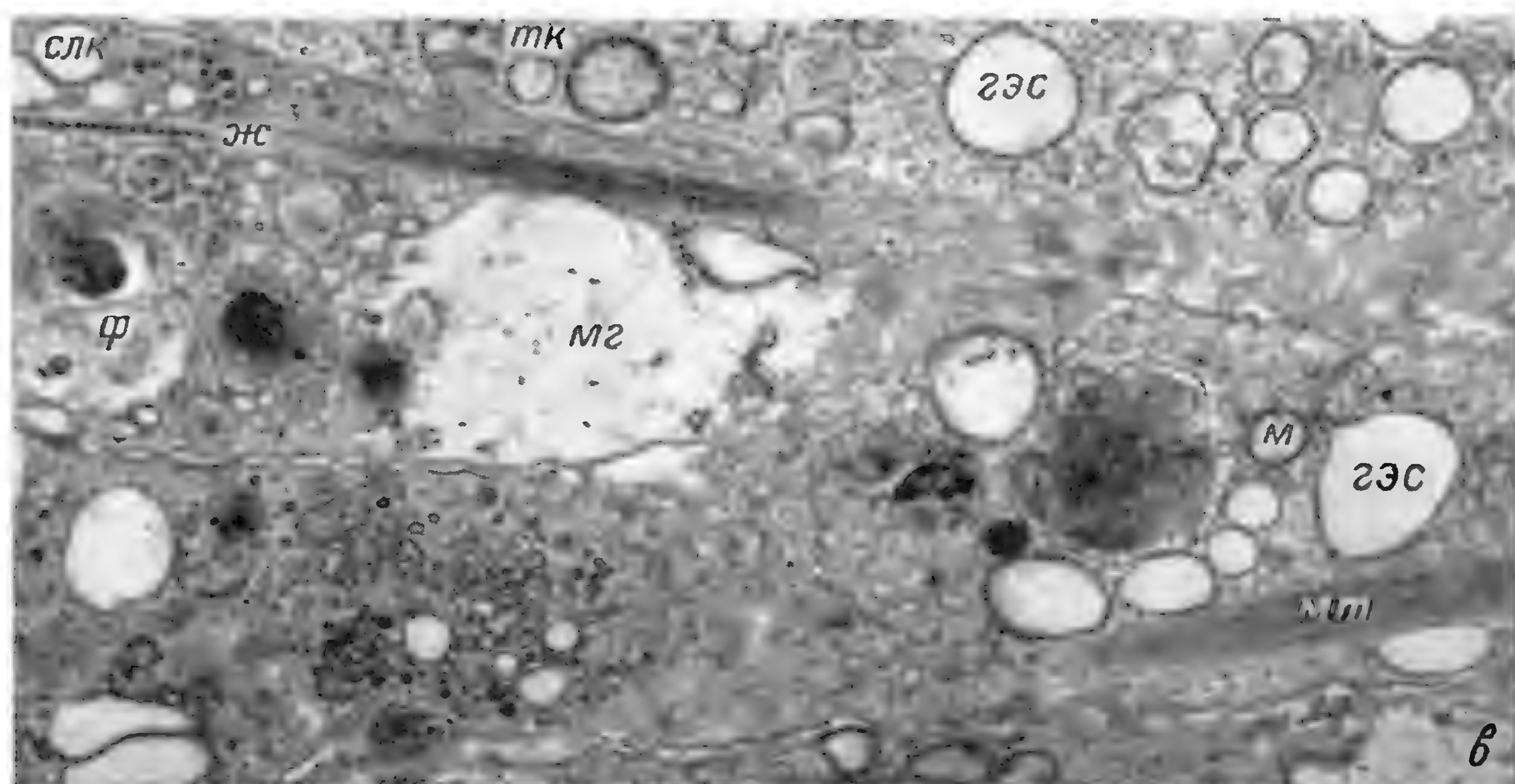
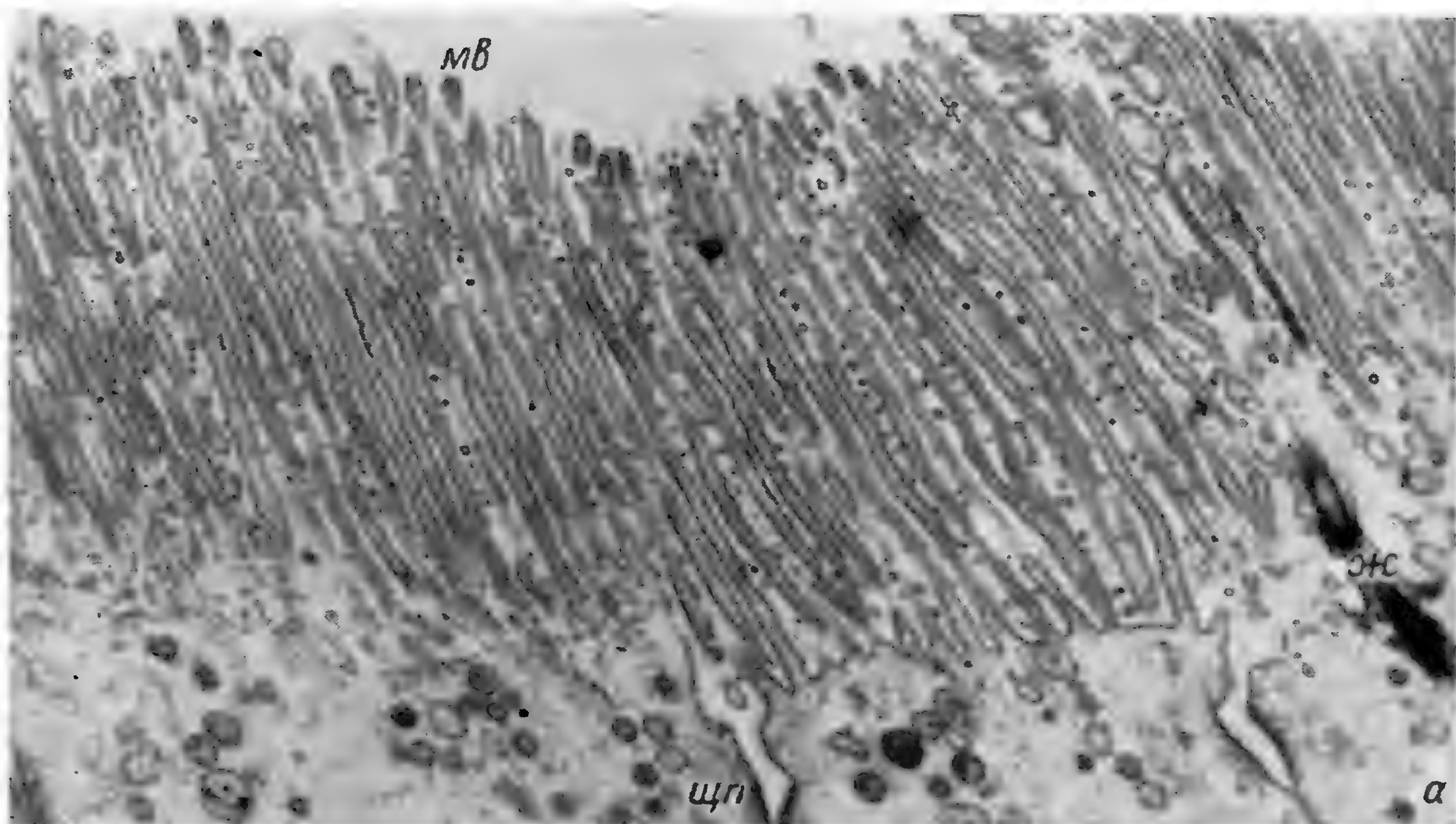
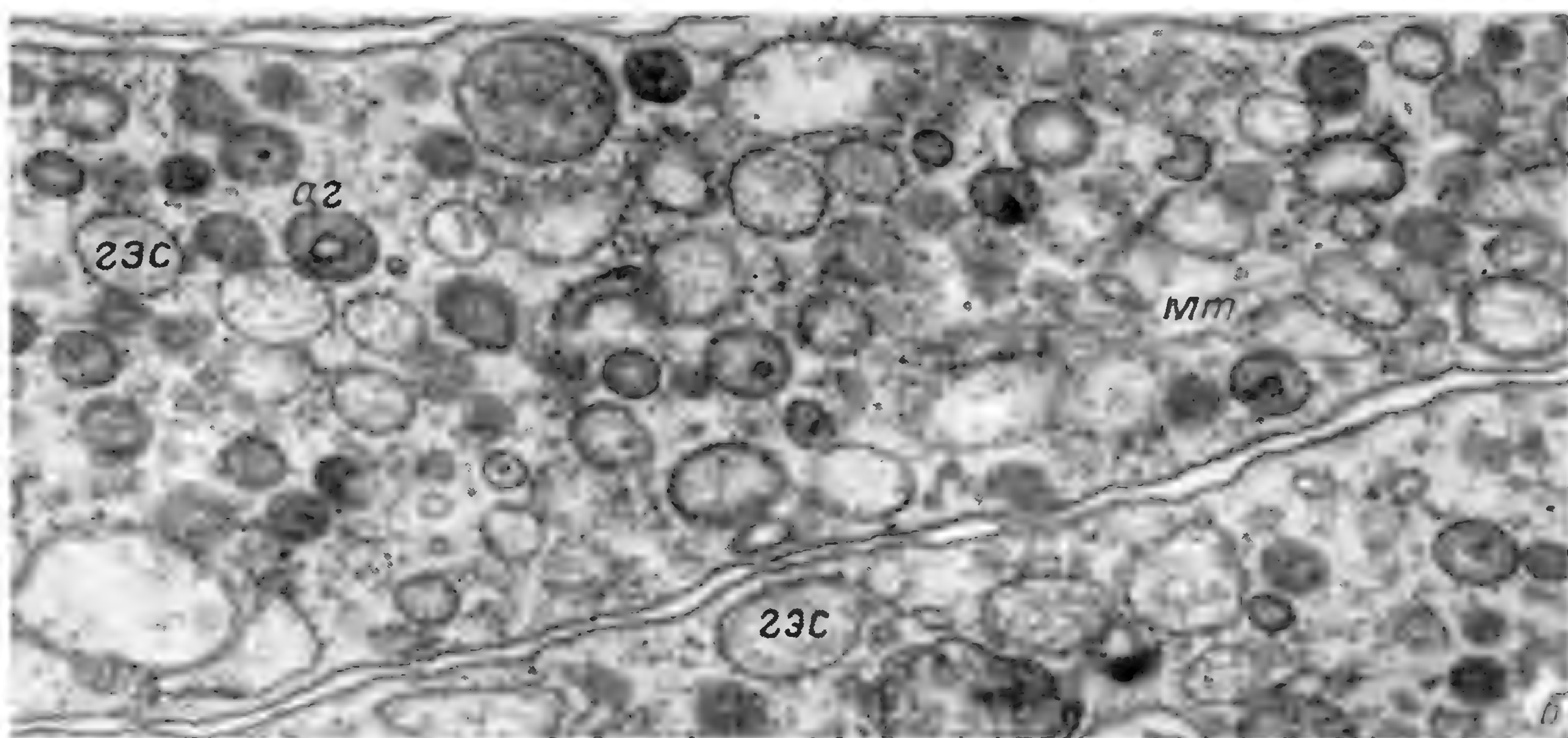


Рис. 15. *Asterias rubens*. Кардиальный желудок. Околоядерные участки типичных (*тк*) и слизистых (*слк*) клеток.

Ув. ×17 000 (*а*); ×17 500 (*б*); ×16 000 (*в*).





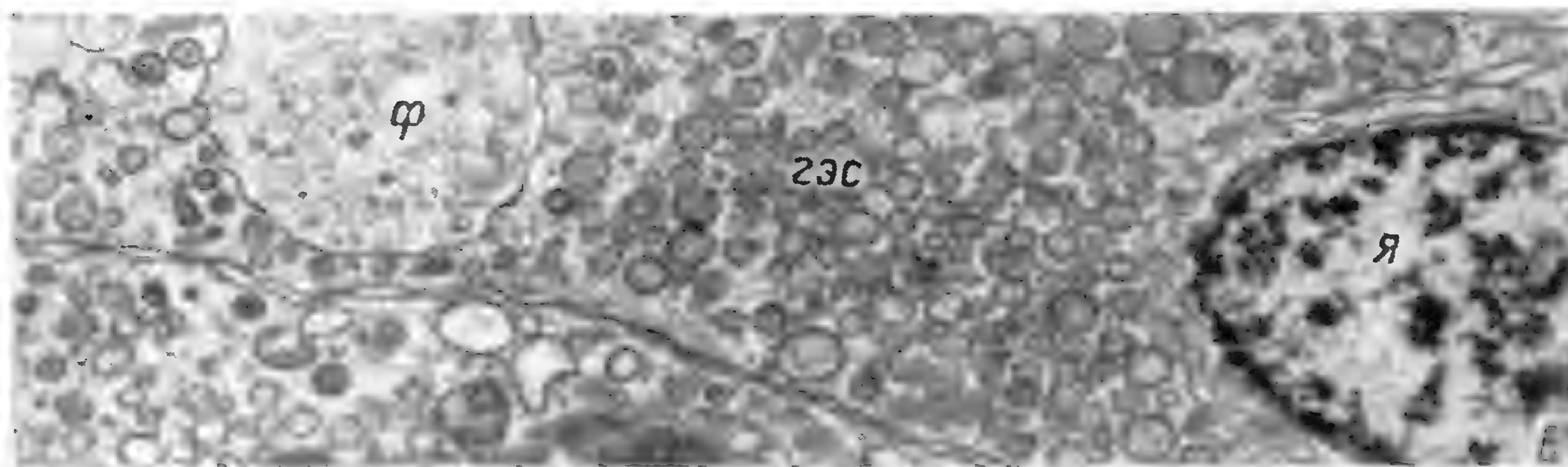
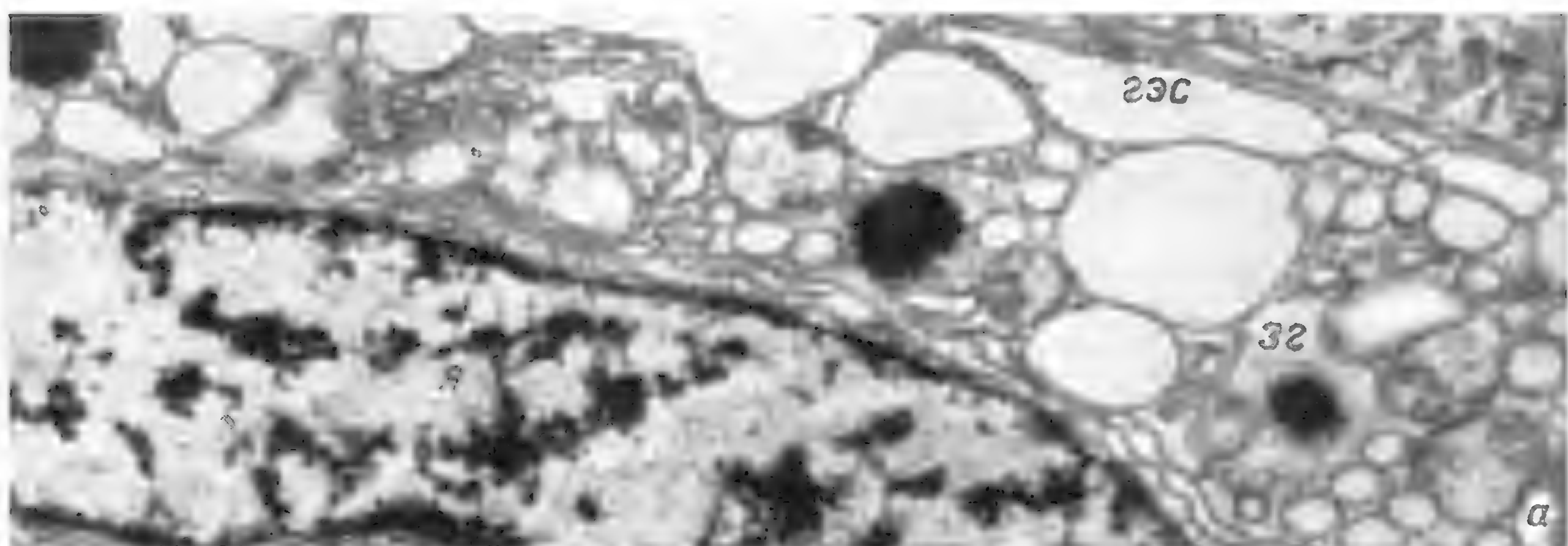
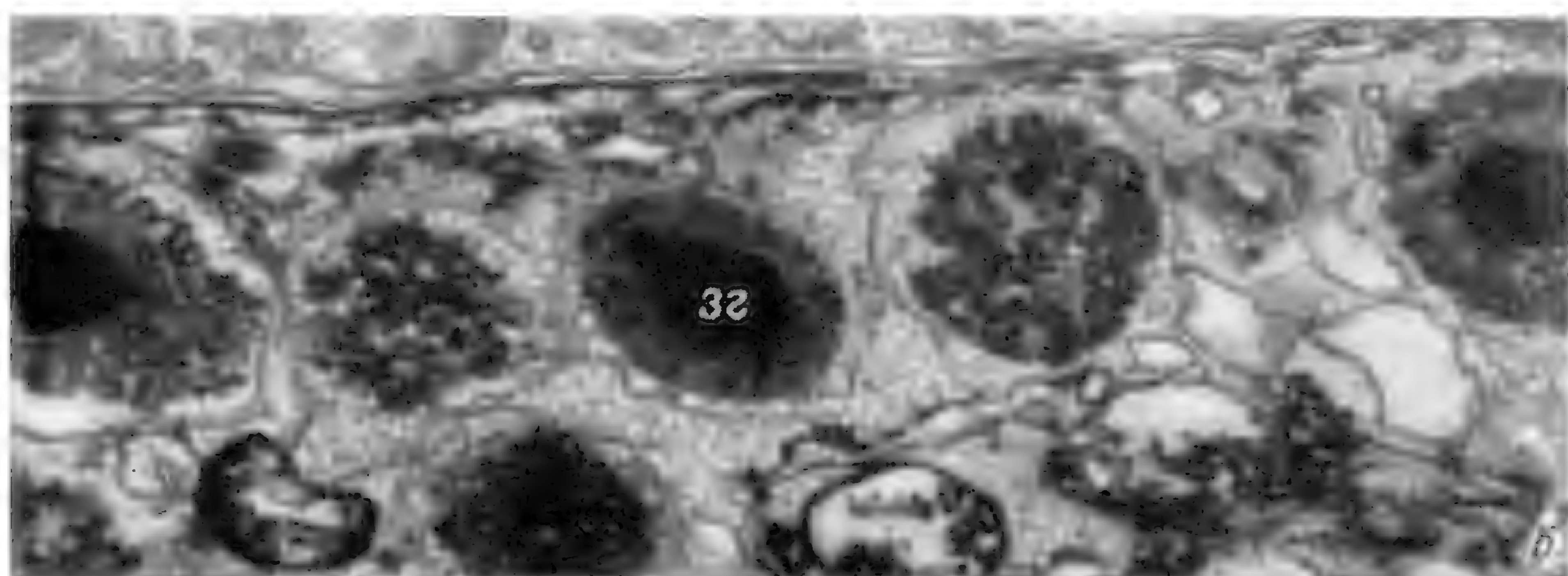




Рис. 16. *Asterias rubens*. Пилорический вырост. Апикальные (*а*, *б*) и околоядерные (*в*, *г*) участки пищеварительных клеток.

Ув. ×15 000 (*а*); ×30 000 (*б*); ×16 500 (*в*, *г*).







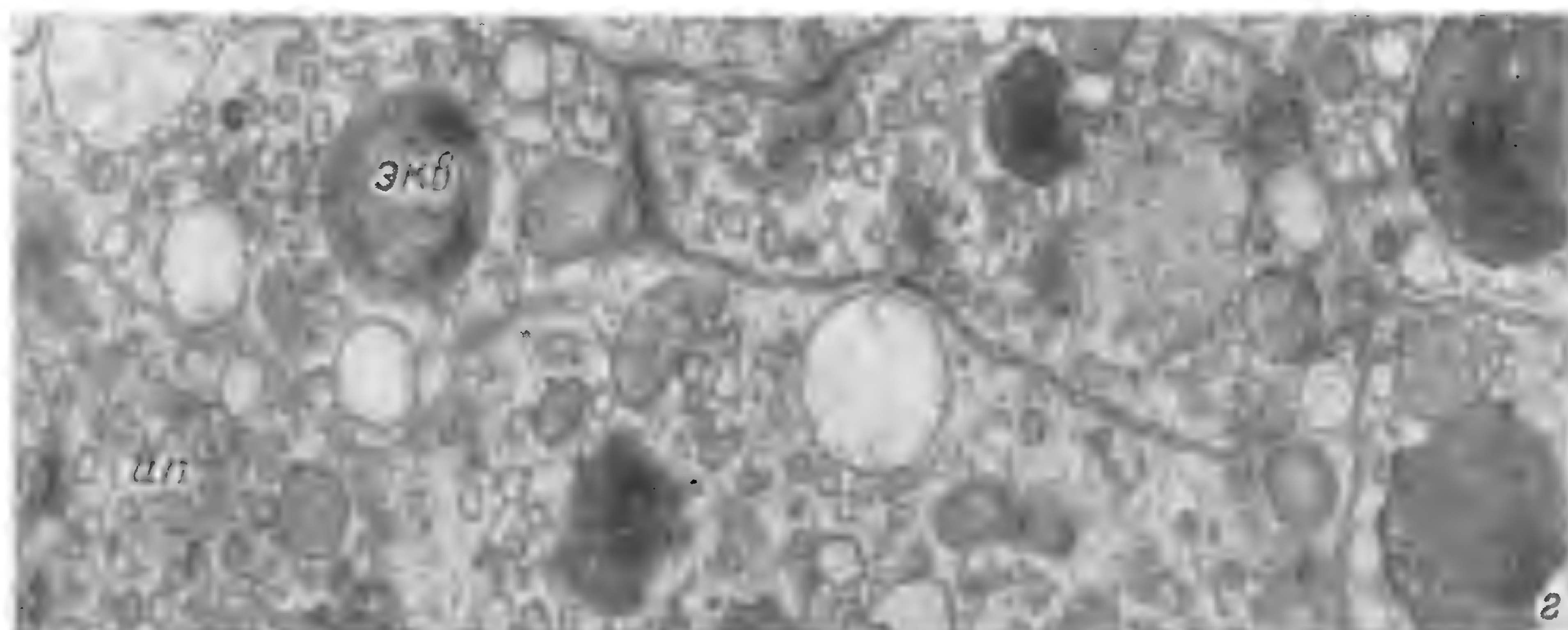
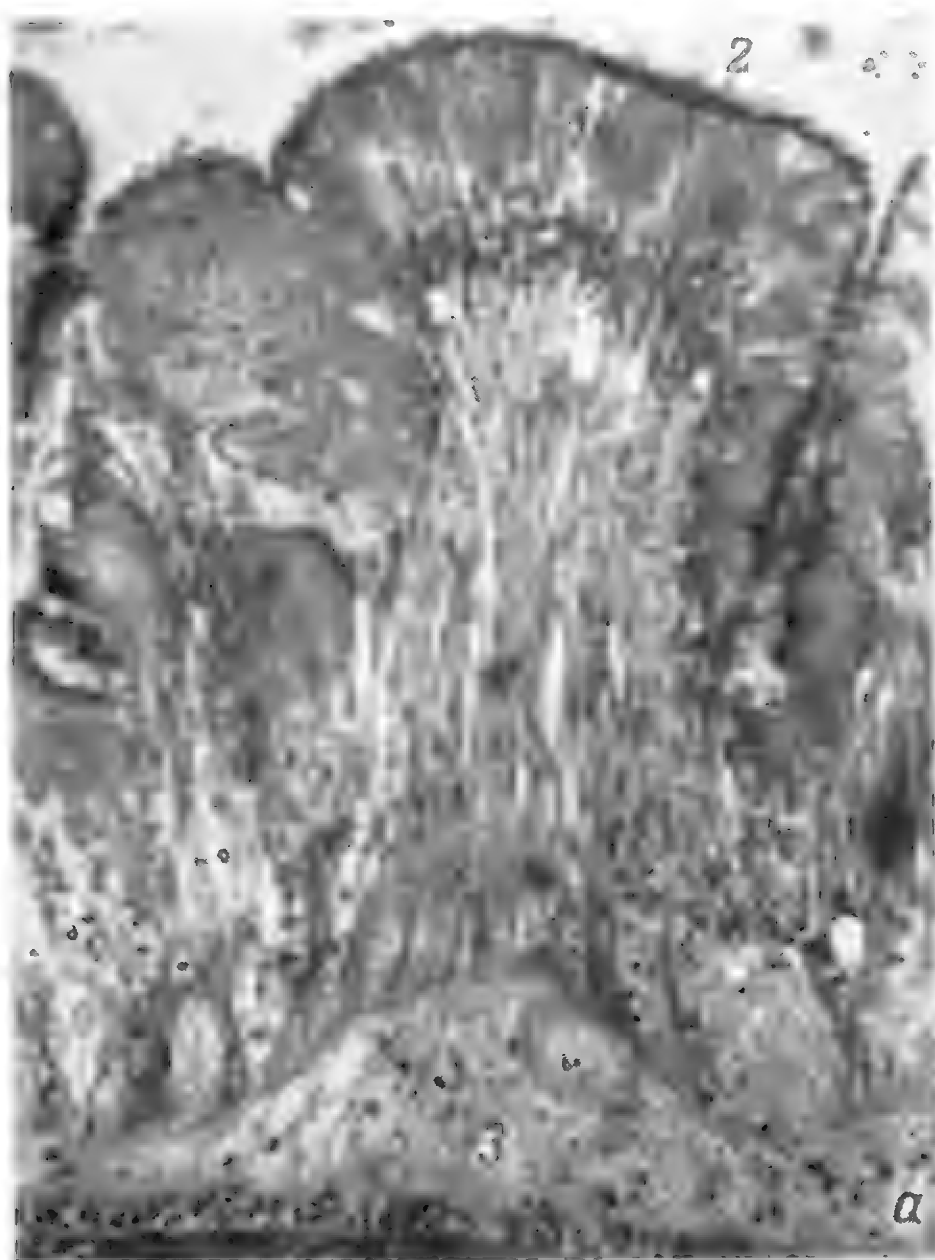
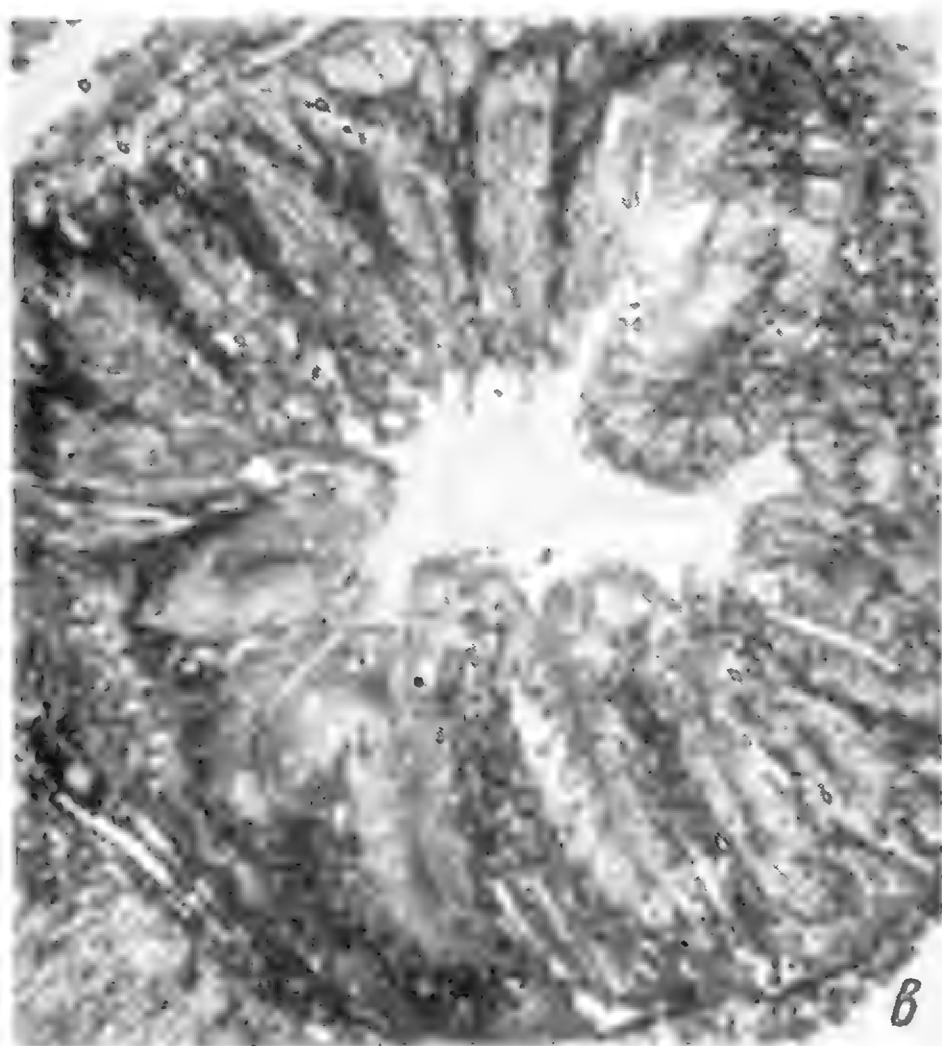


Рис. 17. *Asterias rubens*. Участки зимогенных клеток пилорического выроста (*а—в*) и экскреторных клеток ректального выроста (*г*).

Ув. ×16 500 (*а*); ×24 000 (*б*); ×28 000 (*в*); ×15 000 (*г*).







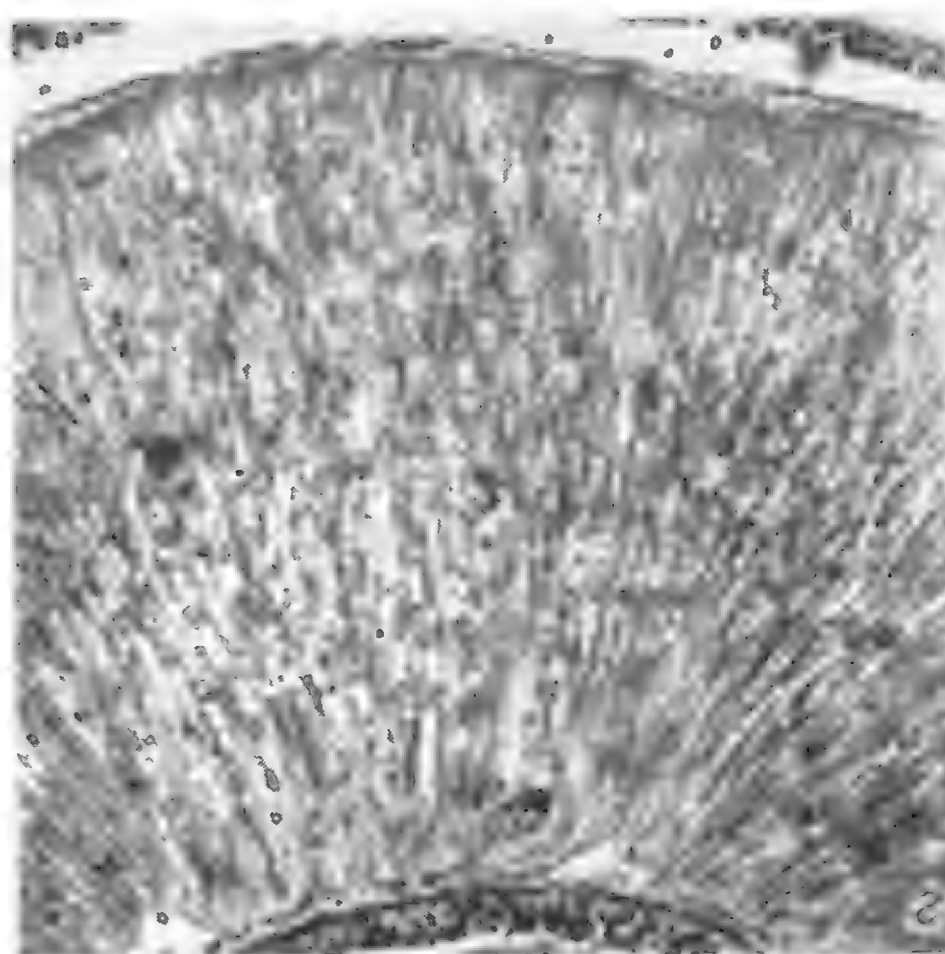
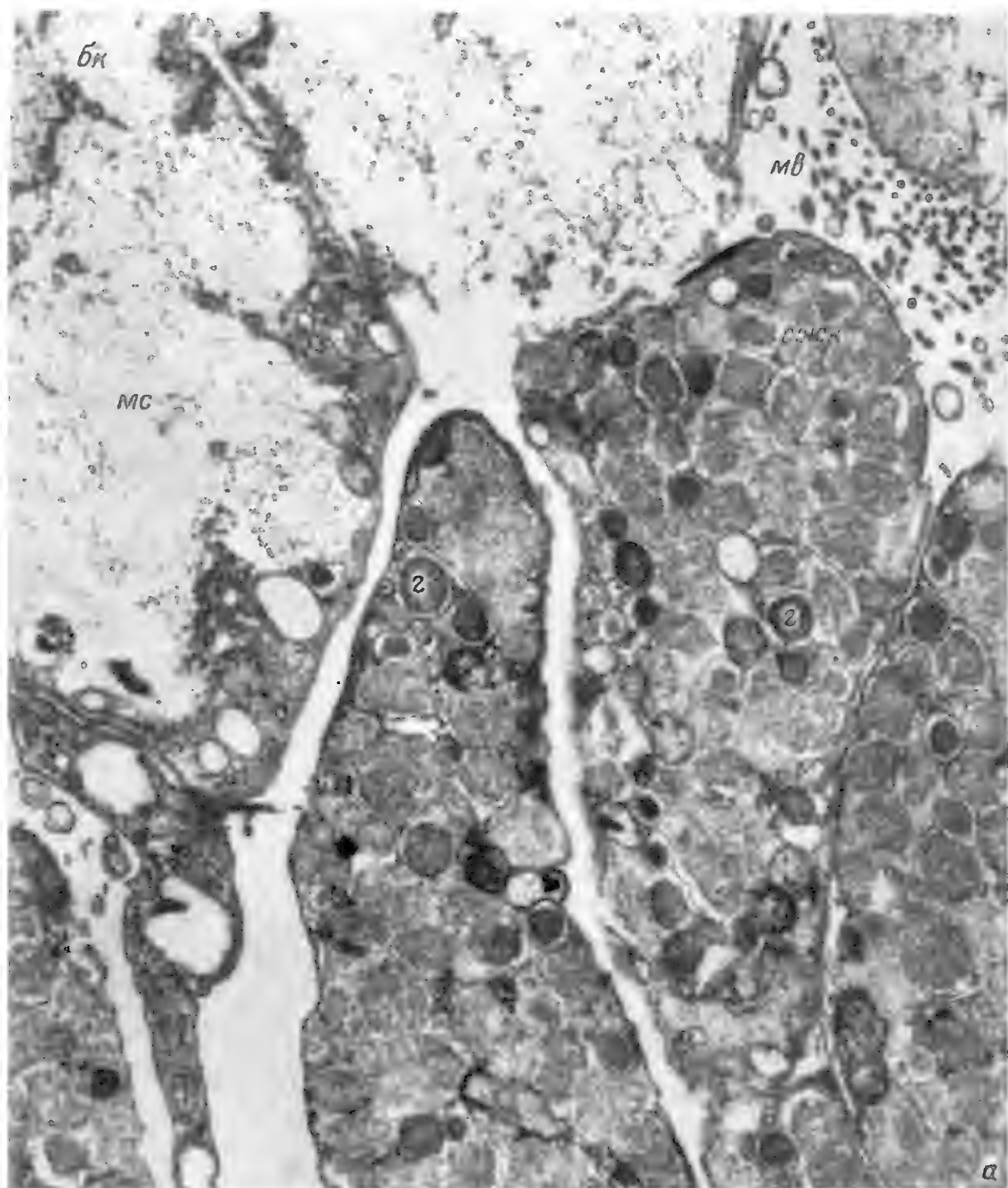






Рис. 18. *Strongylocentrotus droebachiensis*. Строение пищевода (*а*, *б*), сифона (*в*), желудка (*г*) и кишечника (*д*, *е*).

1 — слизистые железистые и *2* — базофильные гранулярные клетки; *3* — гемальное пространство. Гематоксилин-эозин (*а*, *б*, *г*—*е*); ПАС-реакция (*б*). Ув. ×300 (*а*, *б*, *г*, *е*); ×187.5 (*в*, *д*).



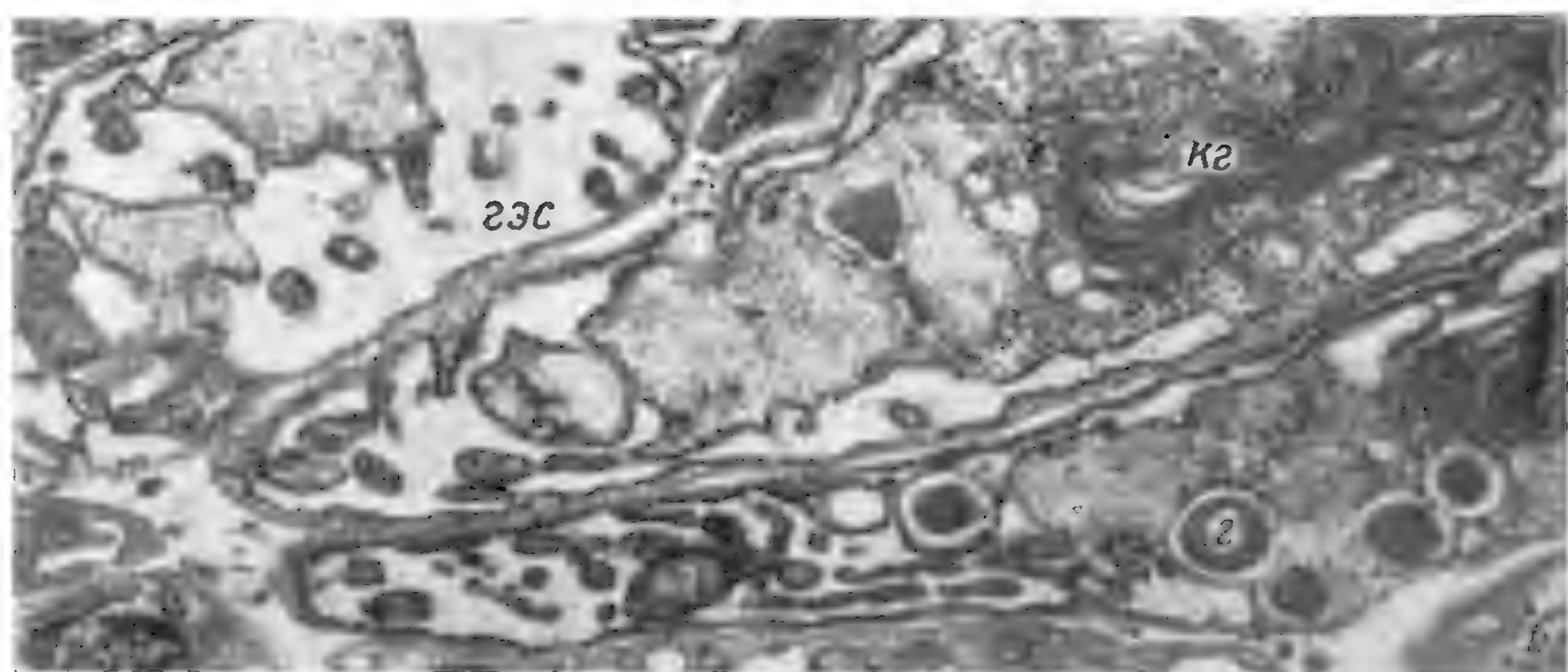
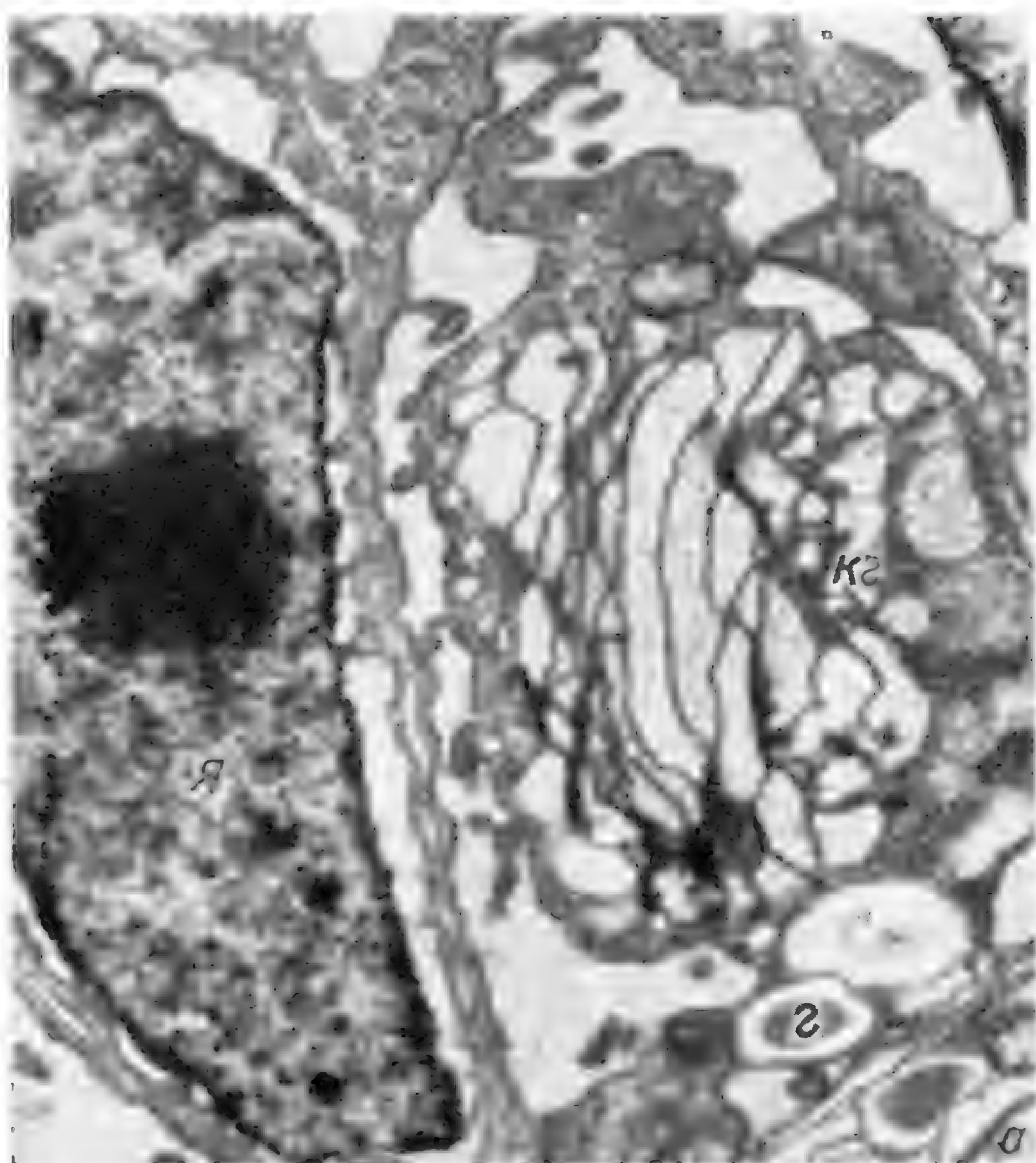
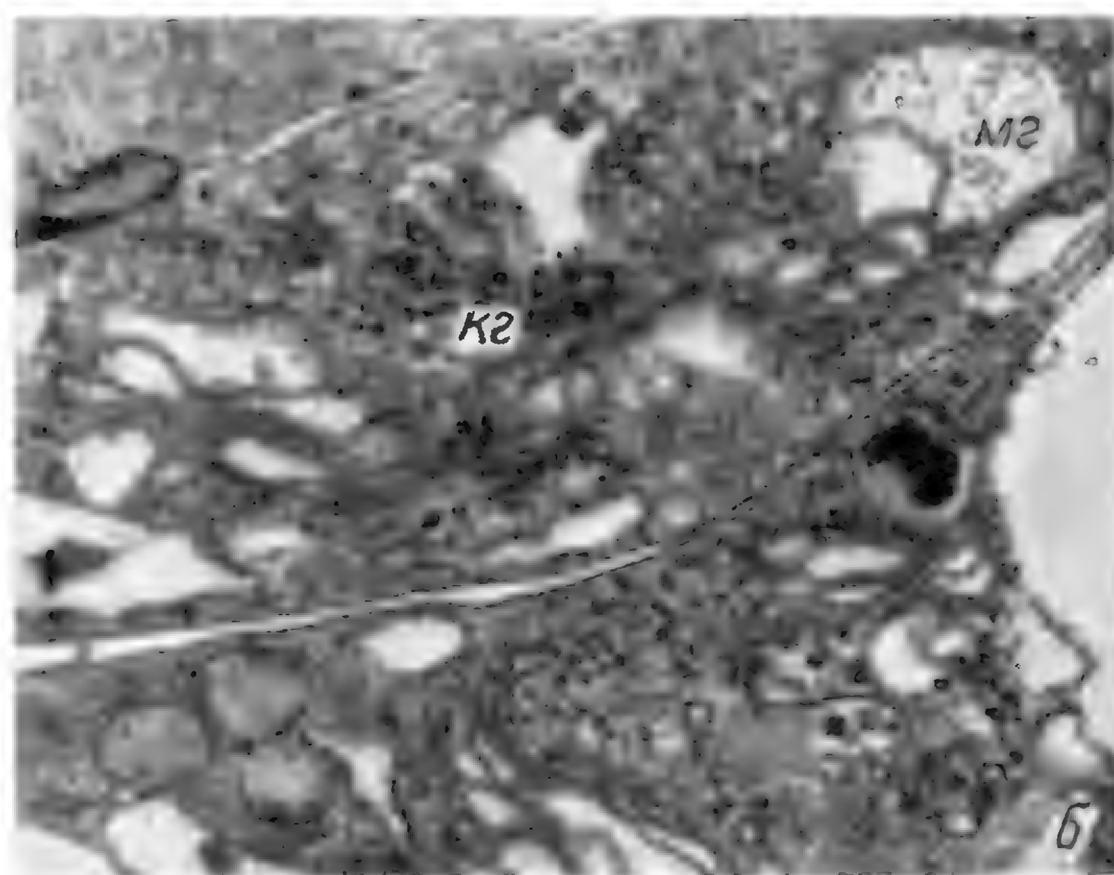


Рис. 19. *Strongylocentrotus droebachiensis*. Пищевод. Апикальные участки слизистых железистых (*сжк*) и бокаловидных (*бк*) клеток (*а*); околоядерные участки слизистых железистых клеток (*б*).

Ув. ×17 500 (*а*); ×18 000 (*б*).







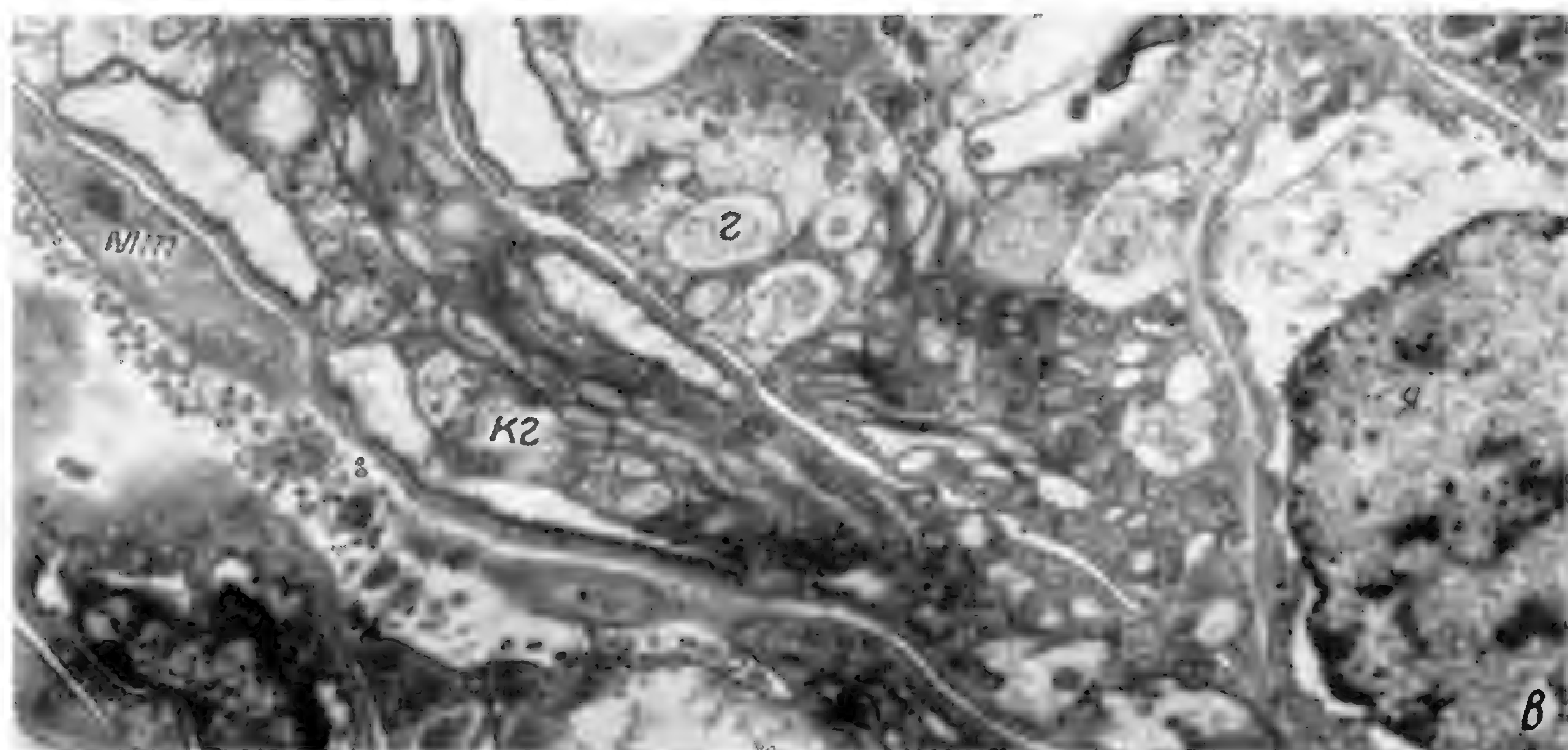
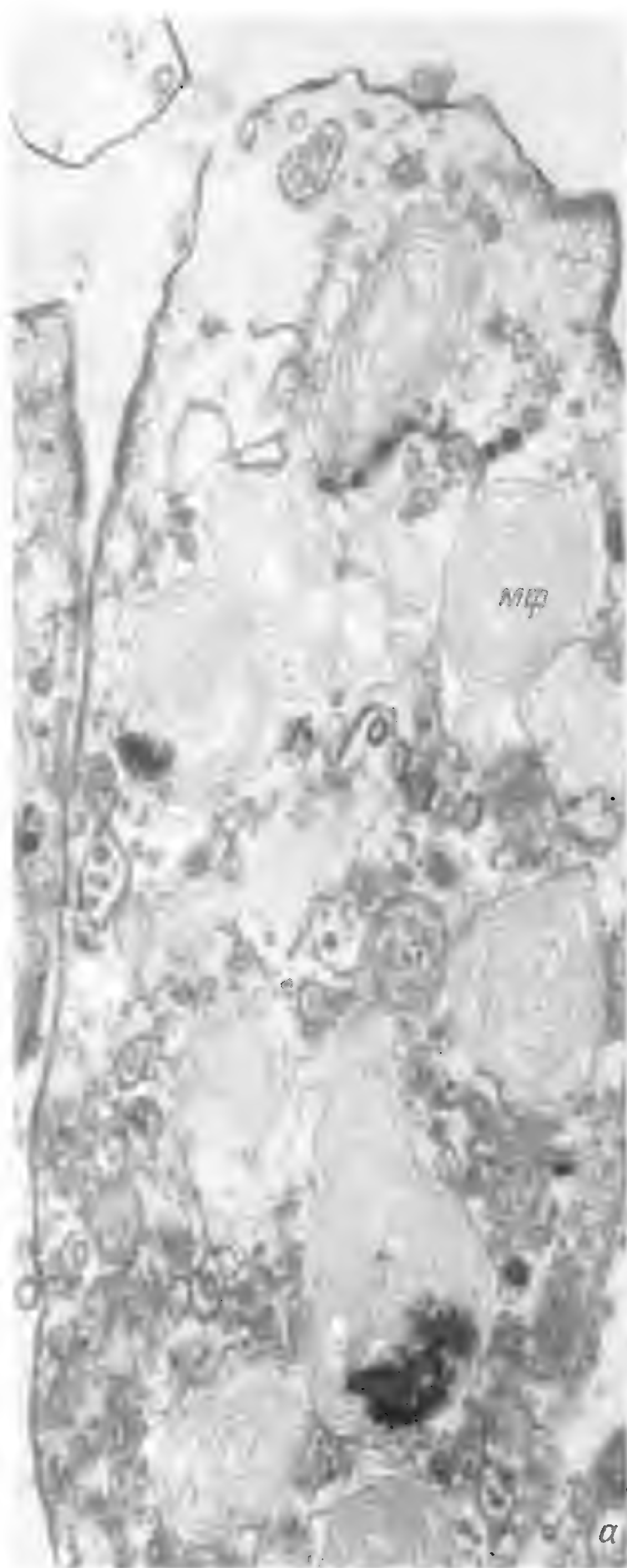
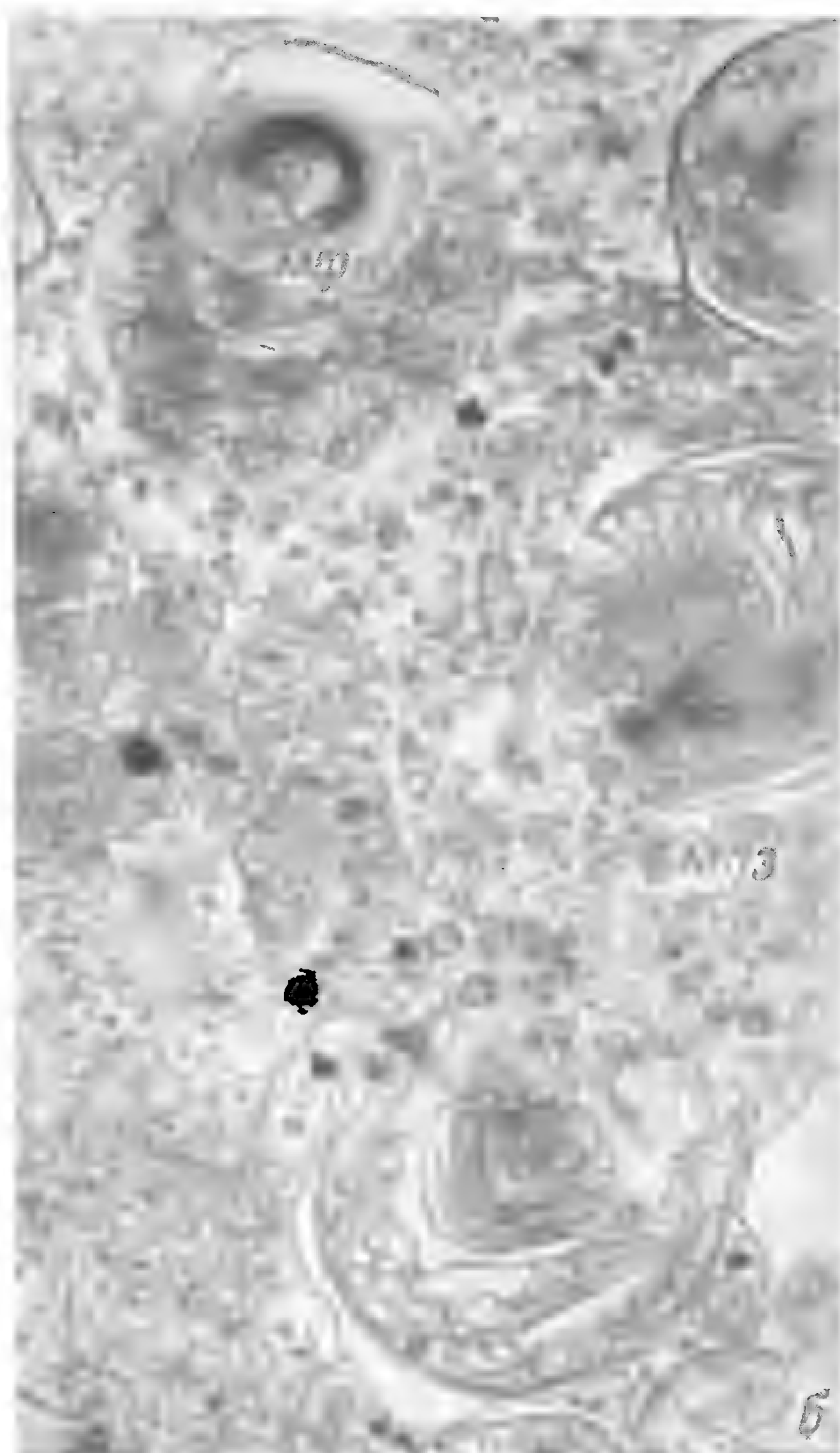
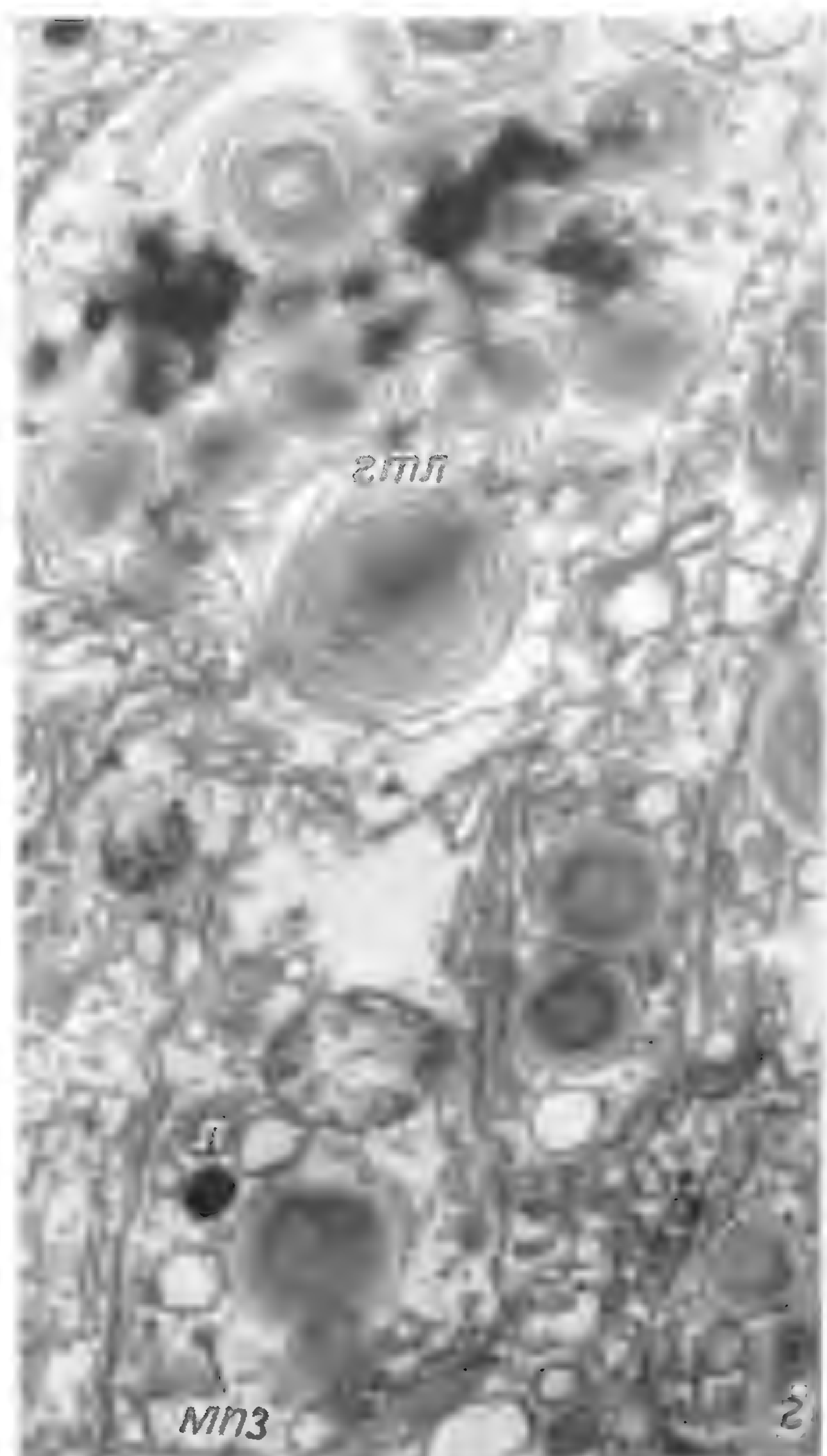


Рис. 20. *Strongylocentrotus droebachiensis*. Пищевод. Формирование секрета в комплексе Гольджи в слизистых железистых (*а*, *в*) и бокаловидных (*б*) клетках; базофильная гранулярная клетка (*г*).

Ув. ×16 500 (*а*); ×20 000 (*б*); ×15 000 (*в*); ×16 000 (*г*).







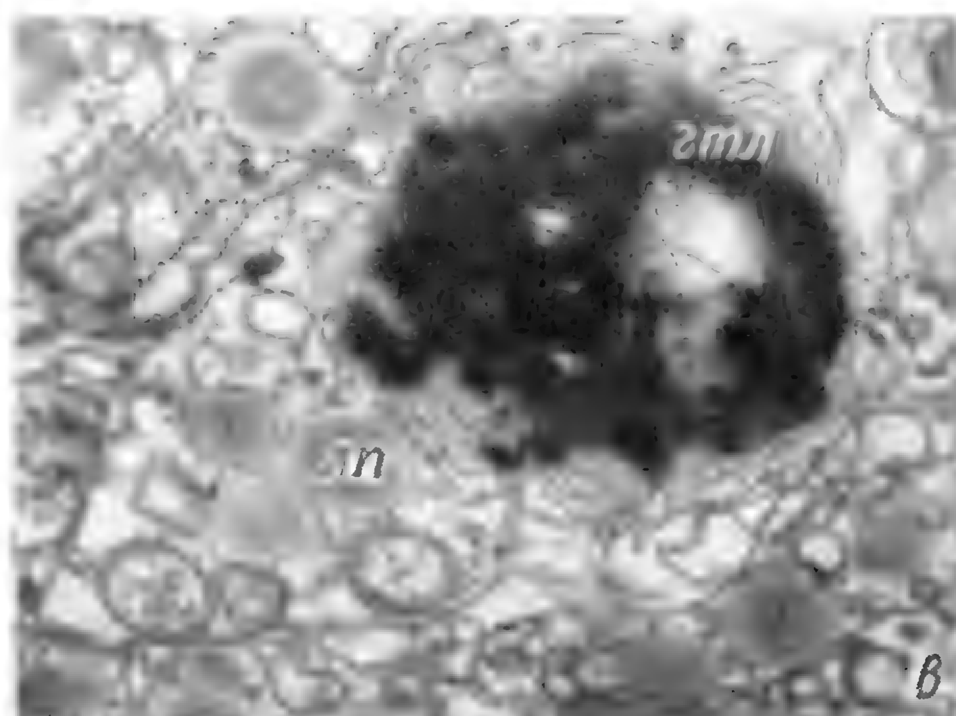
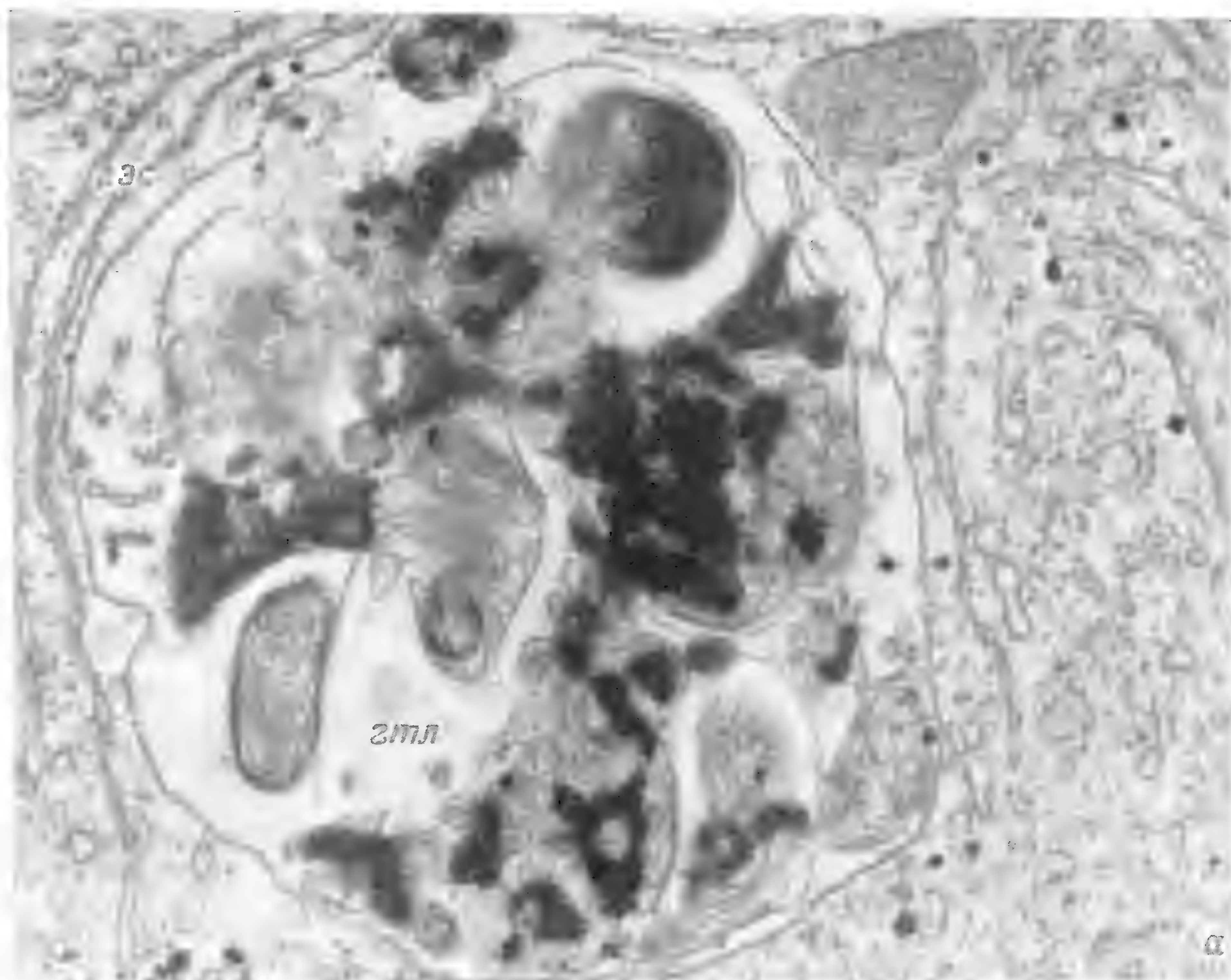
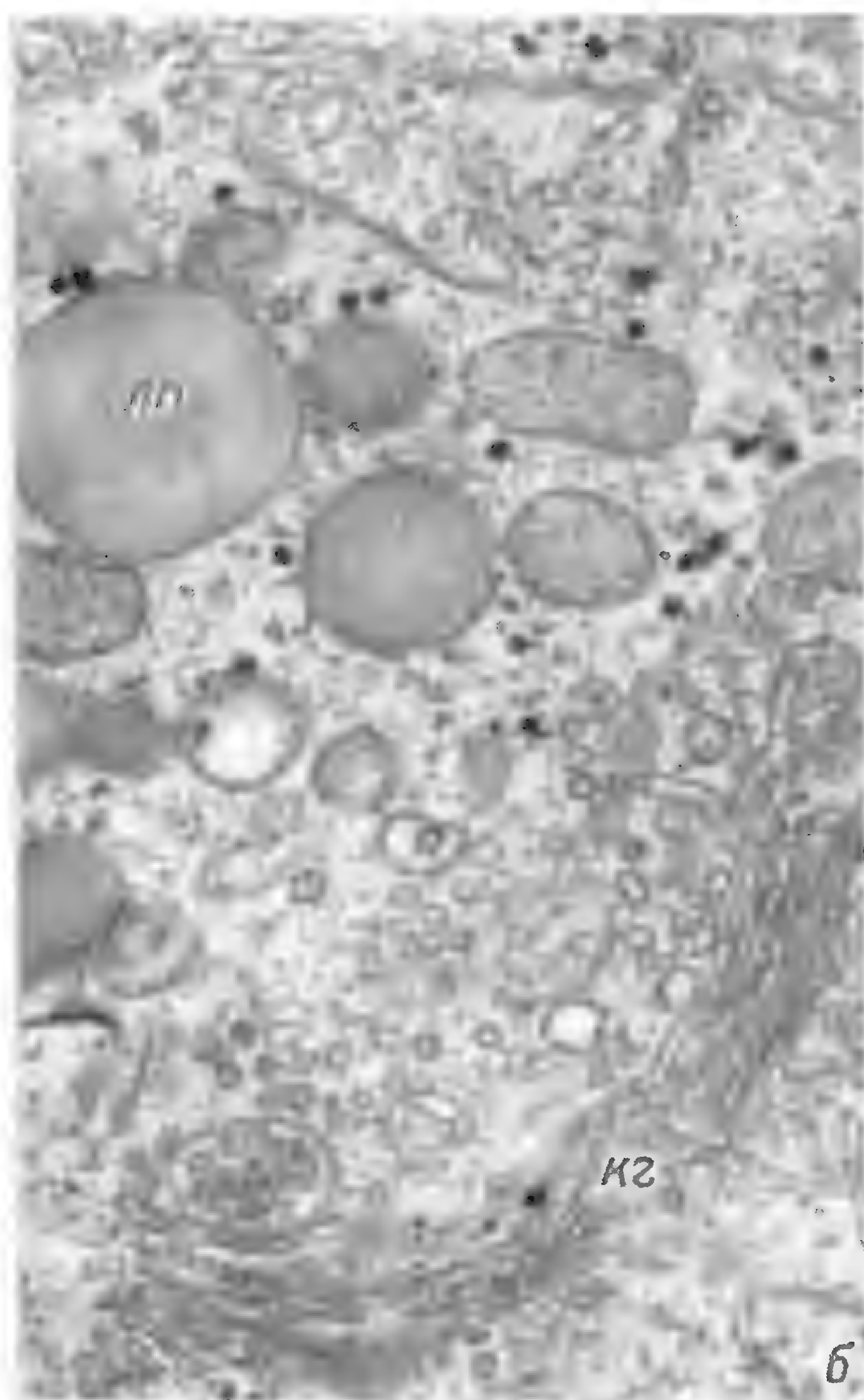


Рис. 22. *Strongylocentrotus droebachiensis.* Желудок. Различные стадии внутриклеточного переваривания в апикальных (*а*) и среднезональных (*б—г*) участках пищеварительных клеток; активность кислой фосфатазы в гетеролизосомах (*в*, *г*).

Ув. ×30 000 (*а*); ×32 000 (*б*); ×15 000 (*в*, *г*).





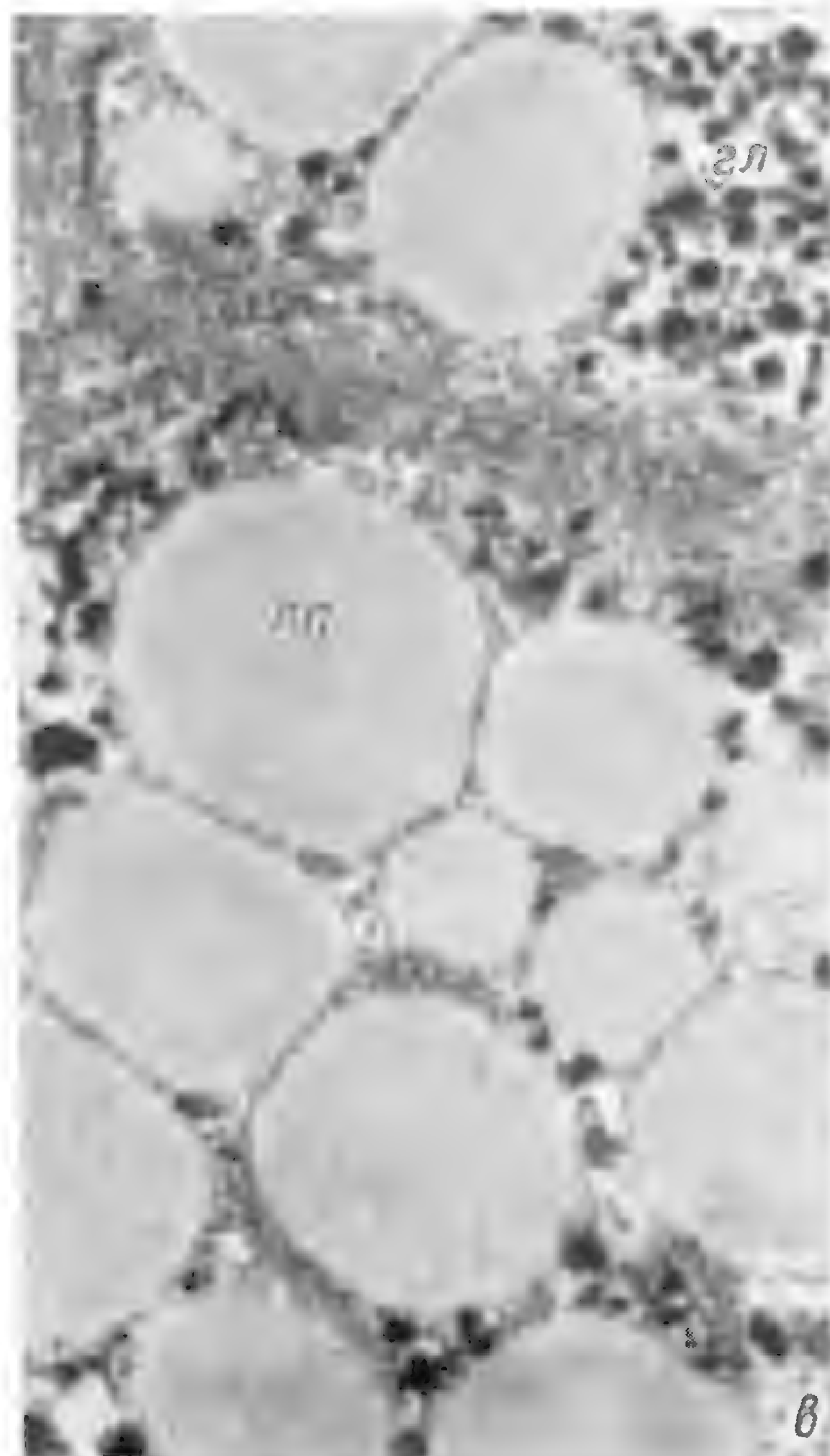
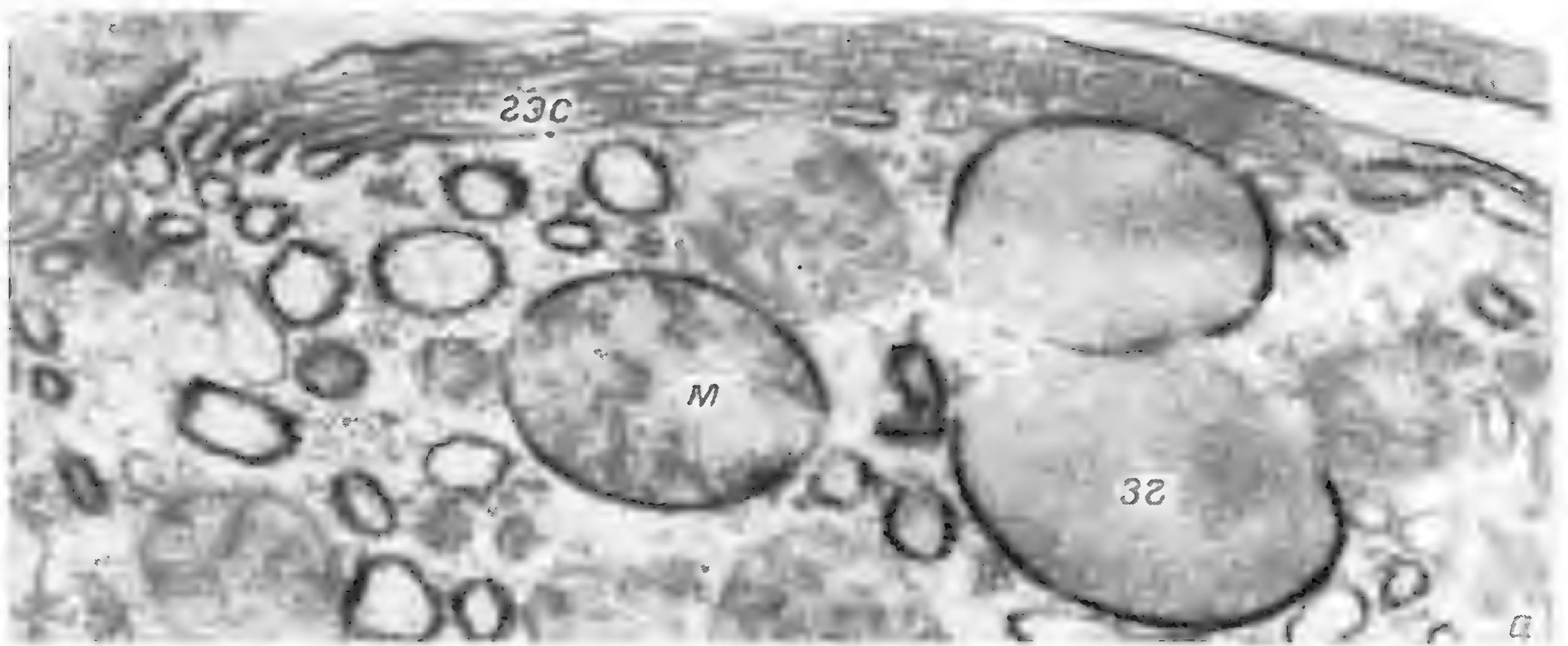
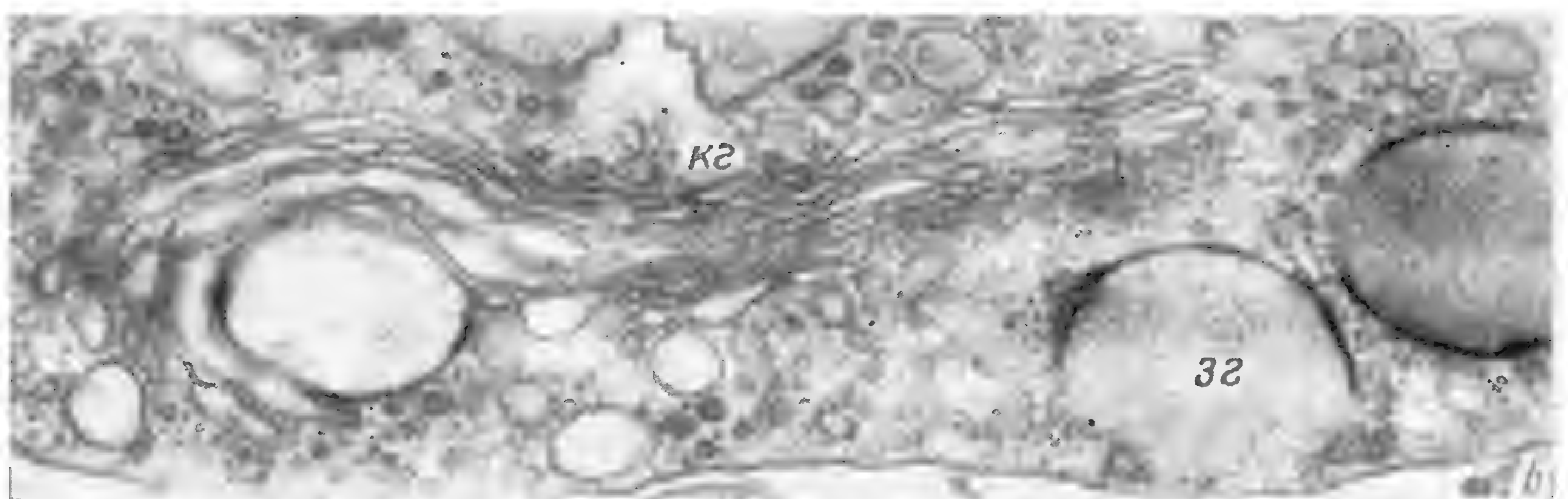
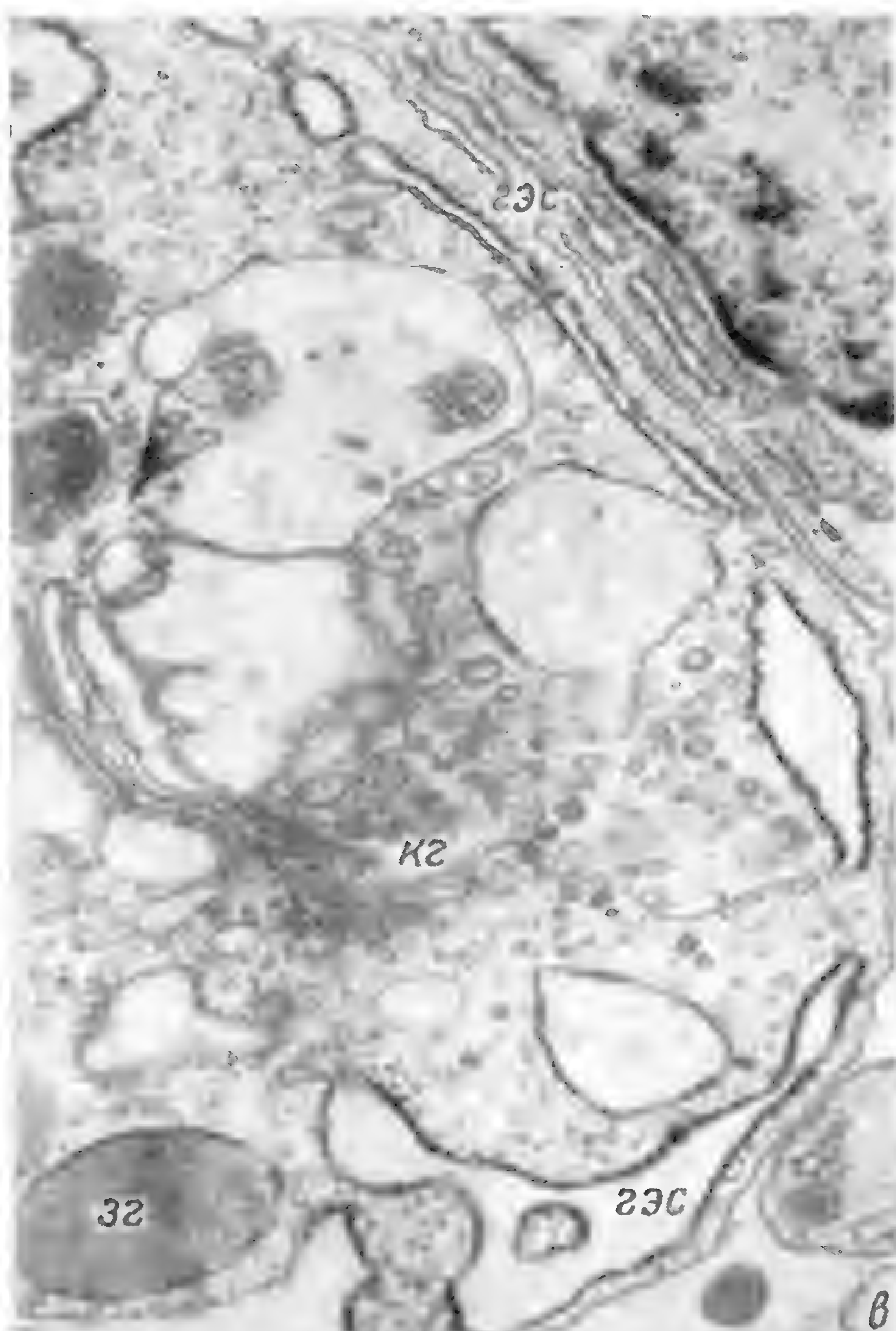


Рис. 23. ***Strongylocentrotus droebachiensis*. Желудок. Гетеролизосома (*а*), формирование липидов (*б*), накопление липидов и гликогена (*в*) в пищеварительных клетках.**

Ув. ×30 000 (*а*); ×24 000 (*б*); ×28 000 (*в*).







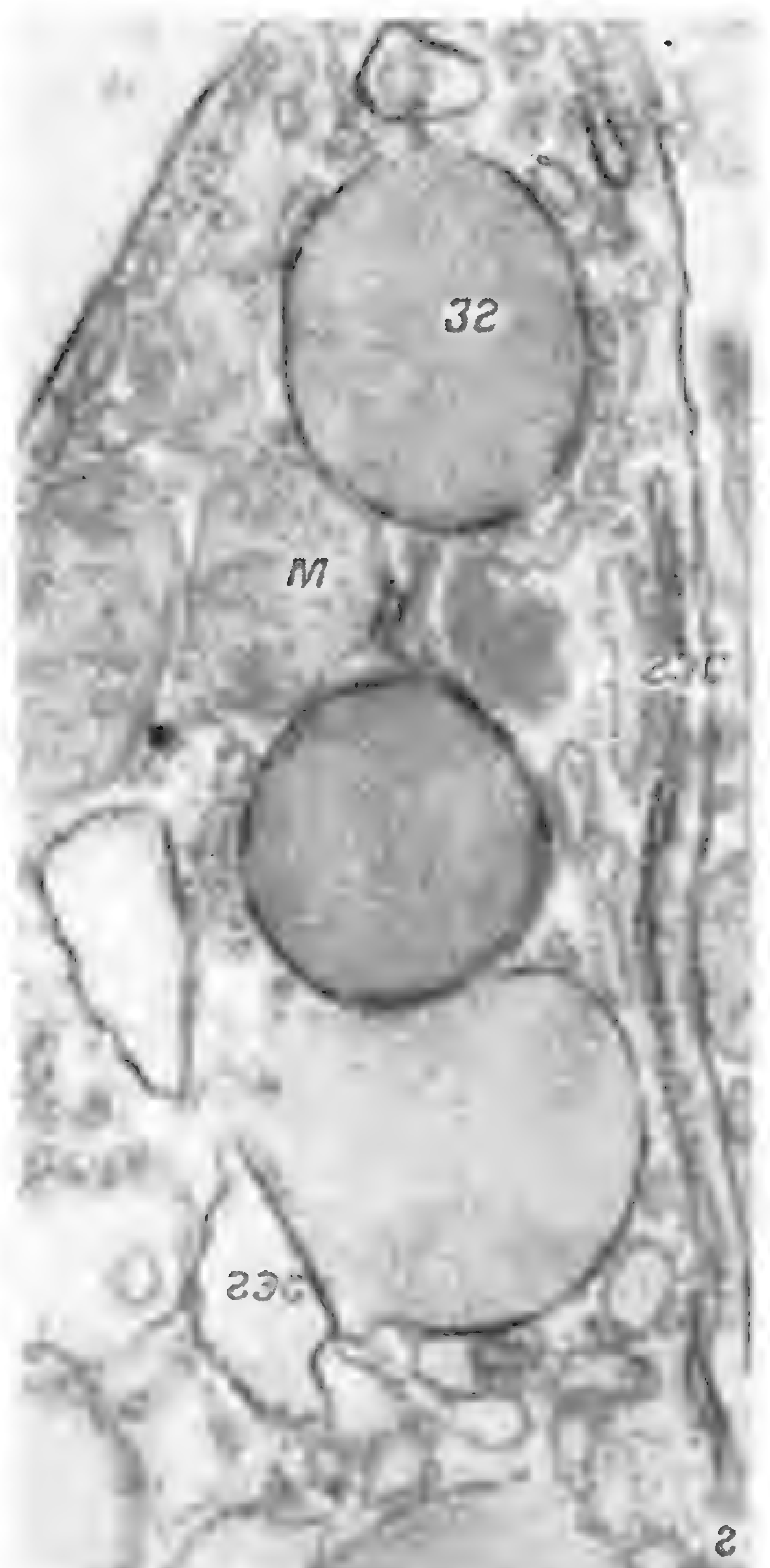


Рис. 25. *Strongylocentrotus droebachiensis.* Желудок. Участки зимогенных клеток Ув. ×33 000 (*а, г*); ×30 000 (*б, в*).



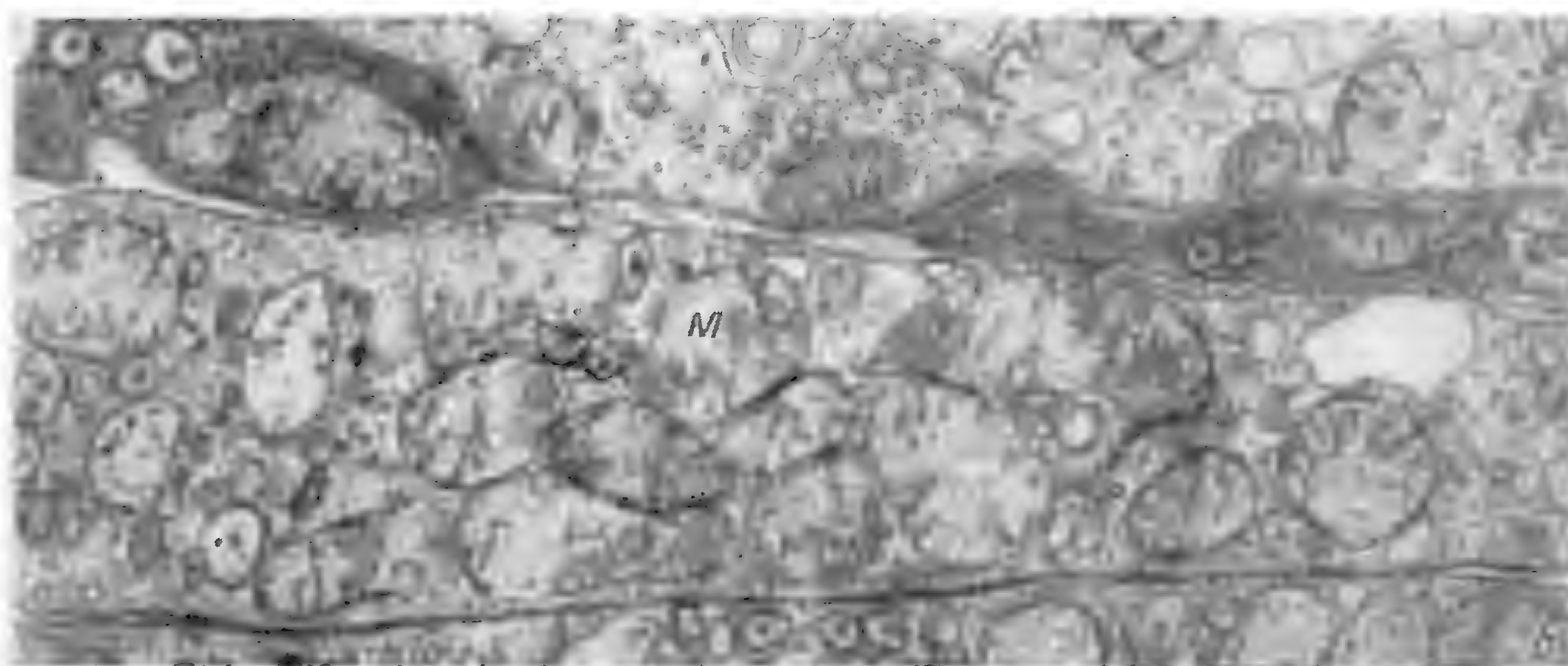
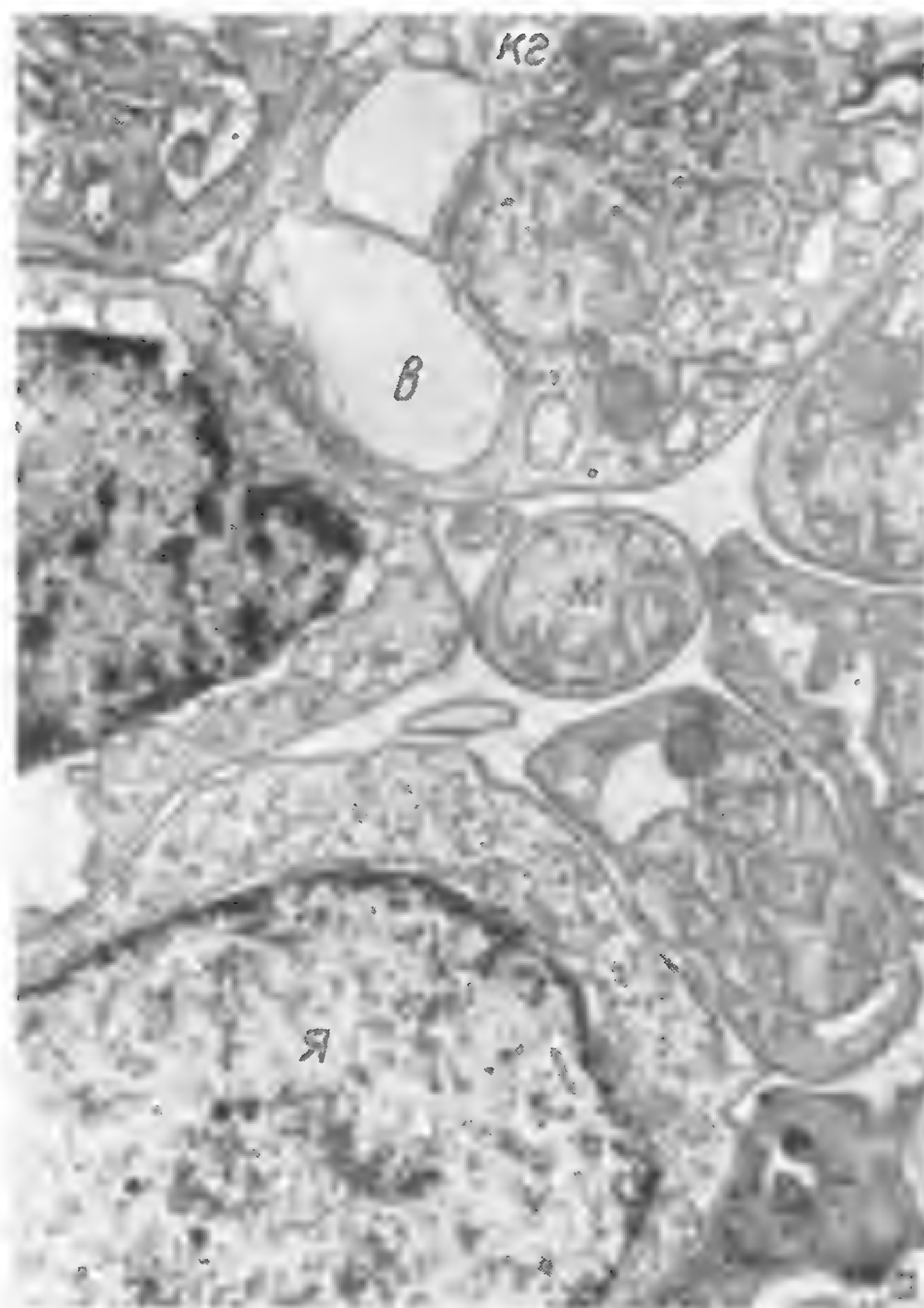


Рис. 26. *Strongylocentrotus droebachiensis*. Апикальные (*а*) и надъядерные (*б*) участки всасывающих клеток кишечника.

Ув. ×30 000 (*а*); ×16 500 (*б*).





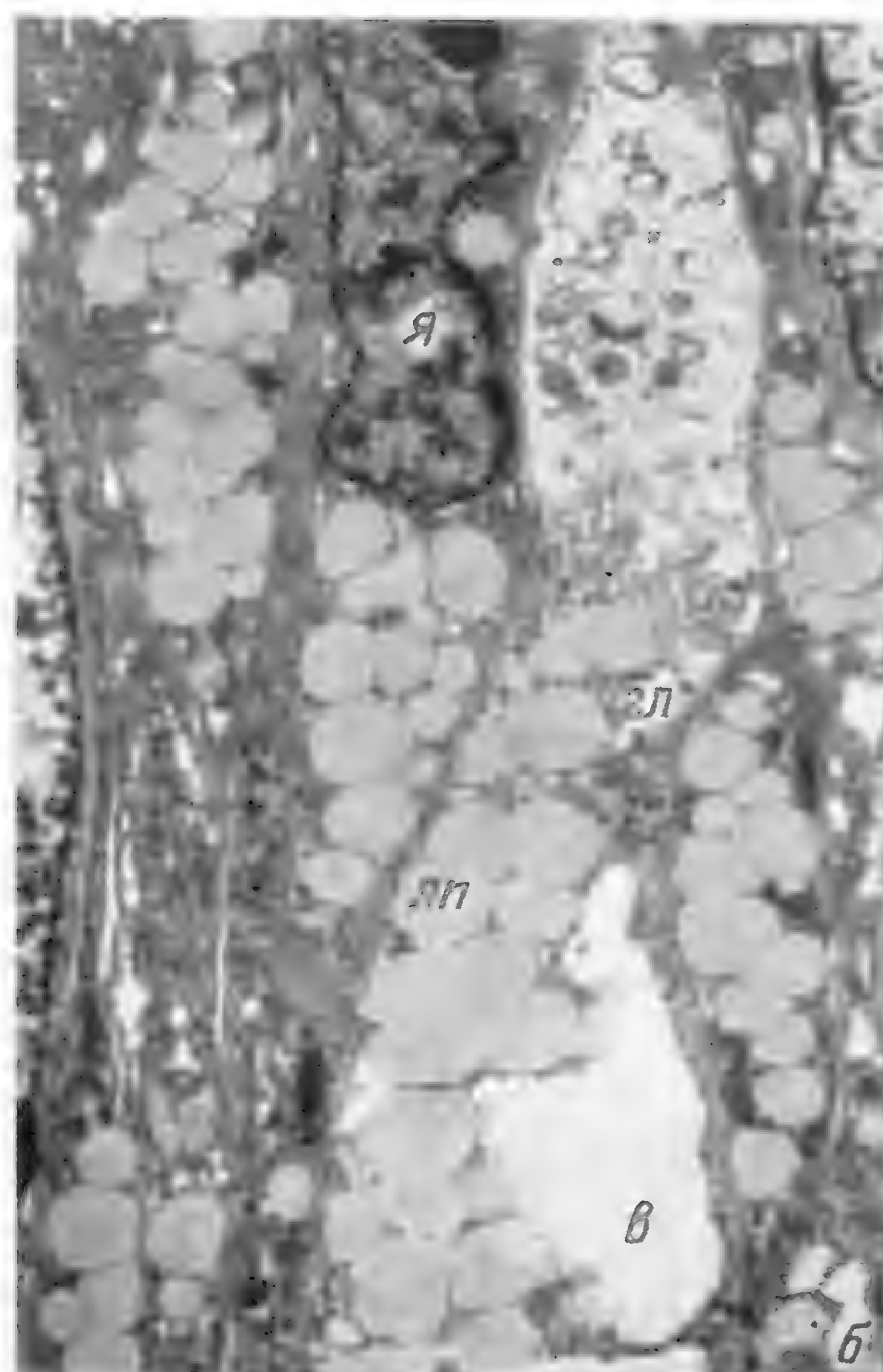


Рис. 27. *Strongylocentrotus droebachiensis*. Околоядерные участки всасывающих клеток кишечника (*а*, *б*); активность щелочной фосфатазы на микроворсинках и латеральных межклеточных мембранах (*стрелки*) (*в*).

Ув. ×15 000 (*а*); ×9 000 (*б*).

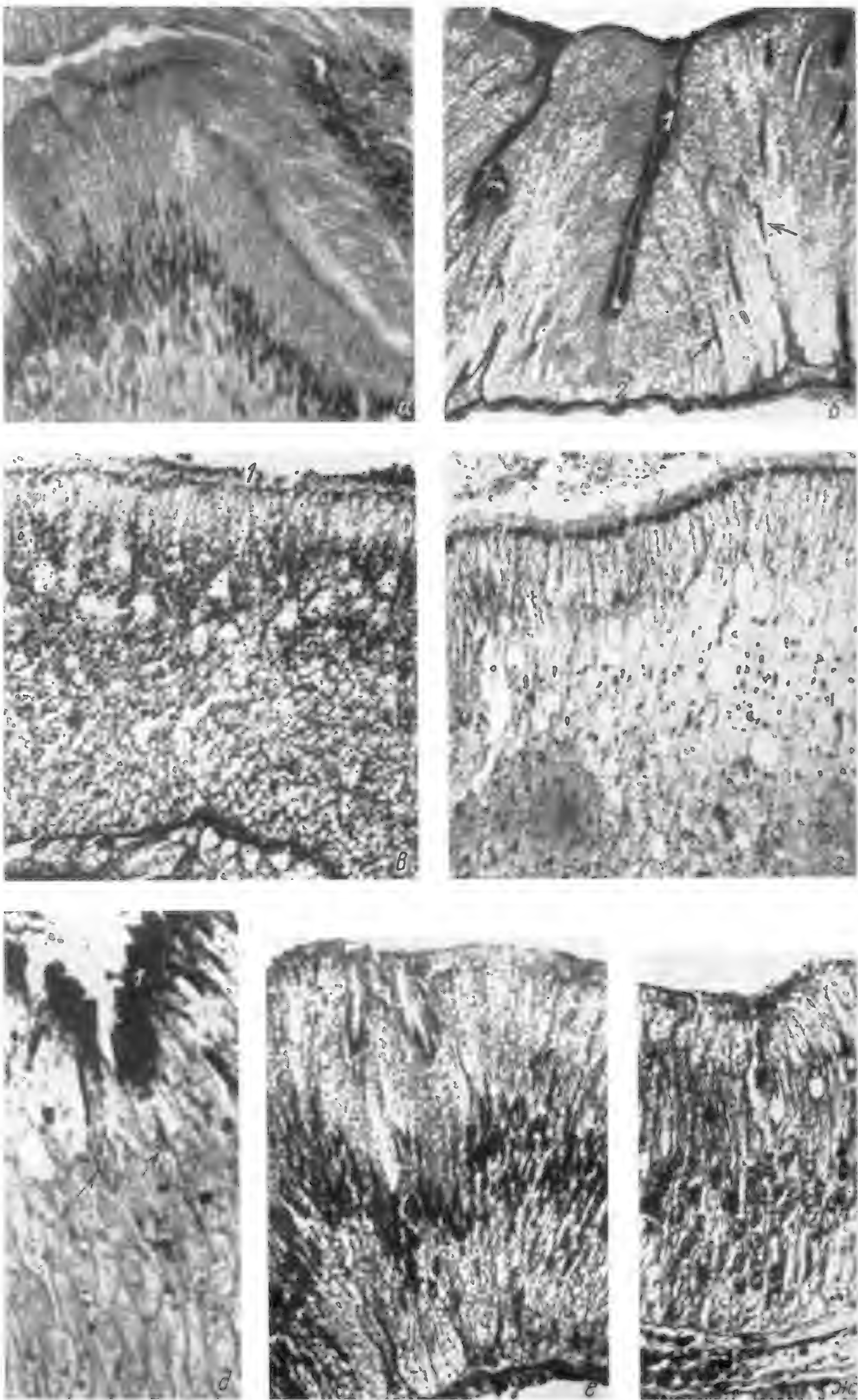


Рис. 29. *Ophiopholis aculeata*. Эпителий желудка.

1 — щеточная каемка; *2* — базальная мембрана. *Стрелками* указаны зимогенные клетки. Гематоксилин-эозин (*а*, *е*, *ж*); паральдегид-фуксин (*б*, *д*); ПАС-реакция (*в*, *г*). Ув. ×240 (*а*); ×375 (*б—г*, *е*); ×750 (*д*); ×480 (*ж*).







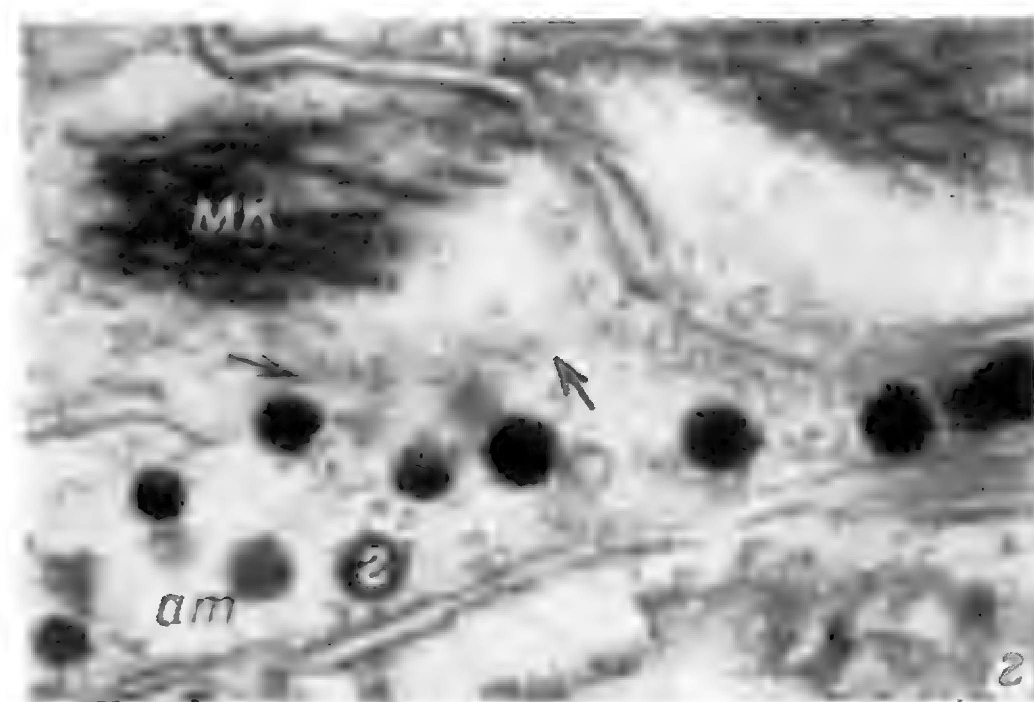


Рис. 30. *Ophiopholis aculeata.* **Участки стенки желудка (*а*, *в*, *г*); целомический эпителий (*б*).**

Стрелками указаны контакты терминалей аксонов с эпителиальными клетками желудка (*в*) и нервно-мышечные контакты (*г*). Ув. ×15 000 (*а*); ×49 500 (*б*, *г*); ×20 000 (*в*).

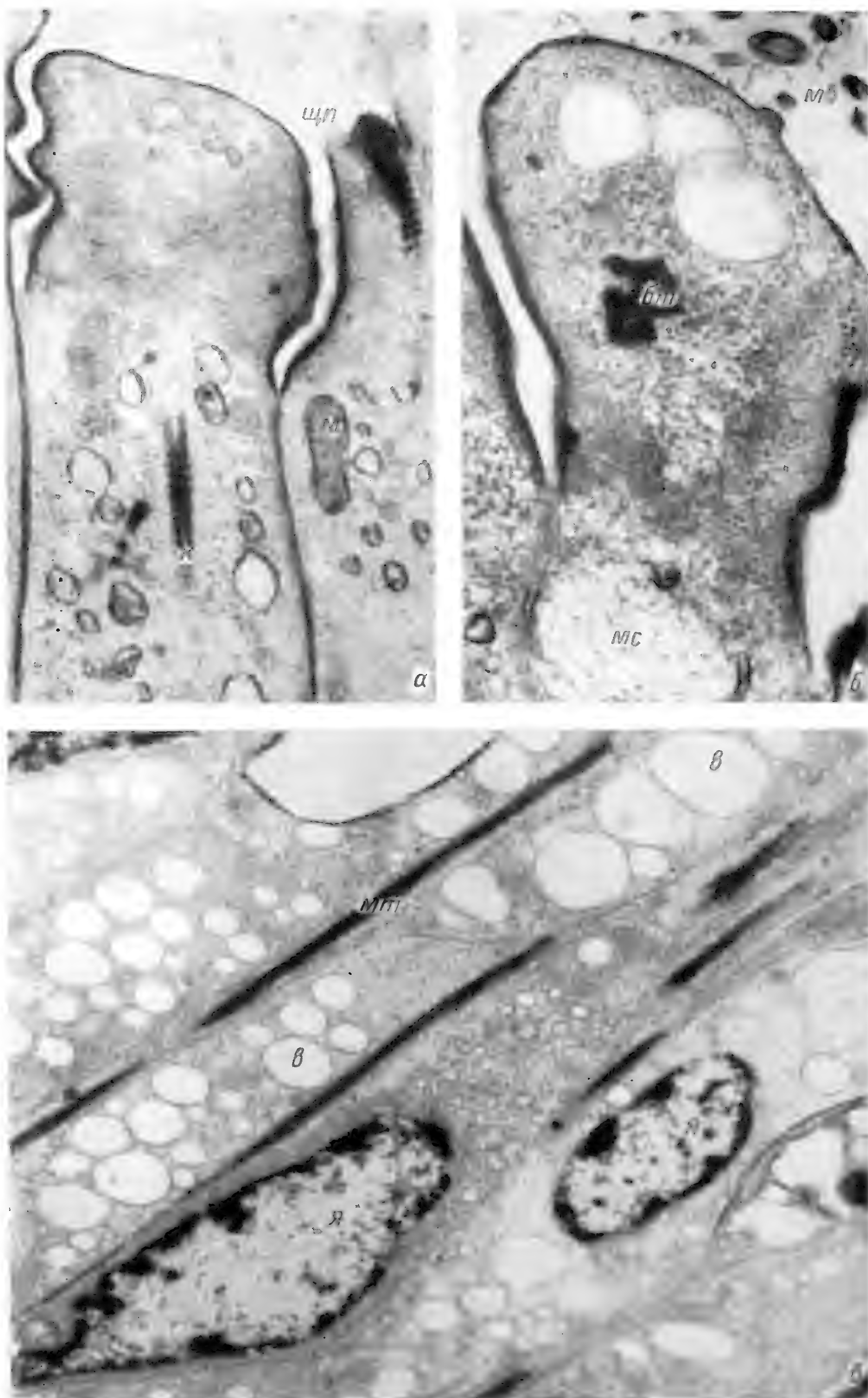
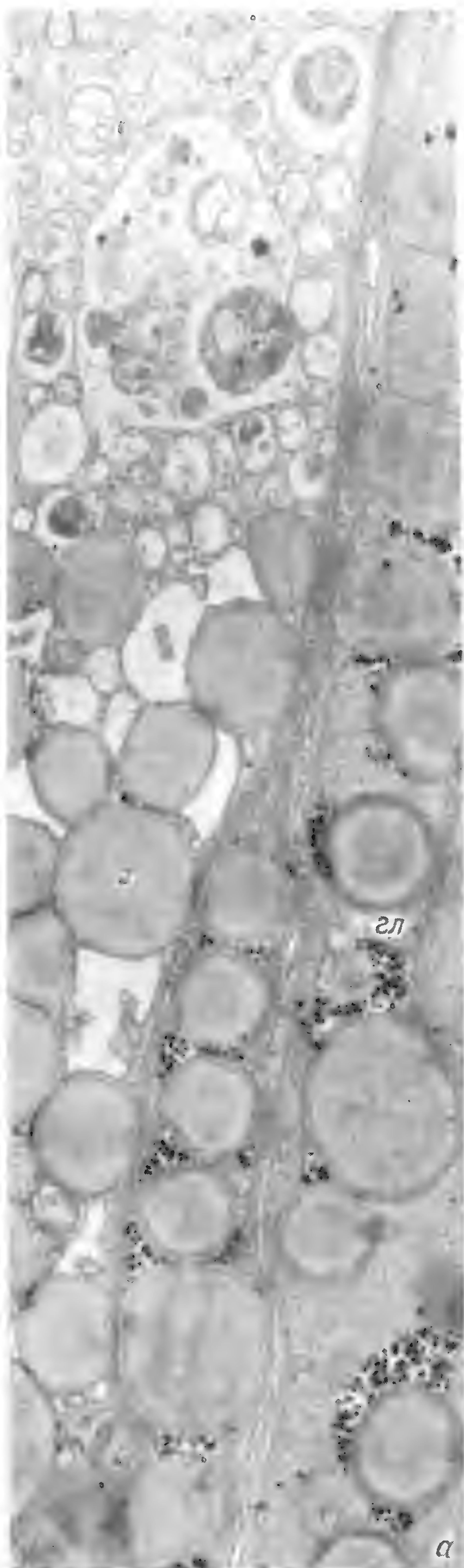


Рис. 31. *Ophiopholis aculeata*. Апикальные (*а*, *б*) и околоядерные (*в*) участки всасывающих клеток.

Ув. ×33 000 (*а*); ×49 500 (*б*); ×16 000 (*в*).



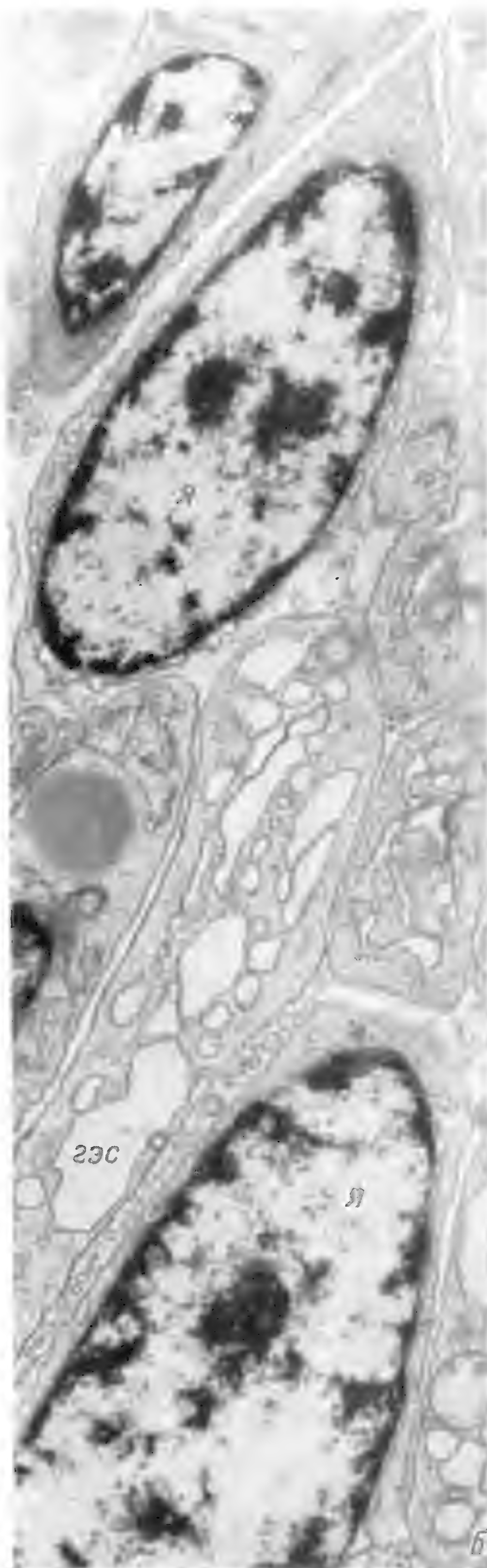


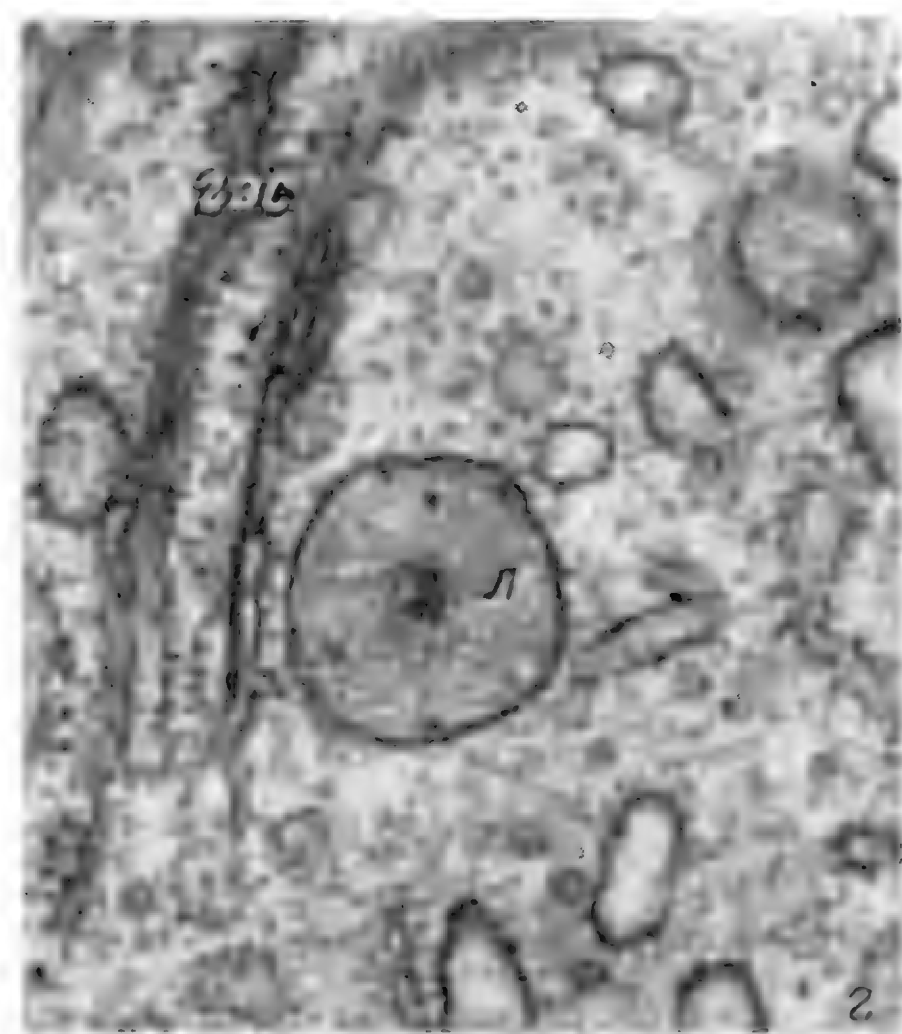
Рис. 33. *Ophiopholis aculeata*. Надъядерные (*а*) и околоядерные (*б*) участки пищеварительных клеток.

Ув. ×15 000 (*а*); ×16 500 (*б*).









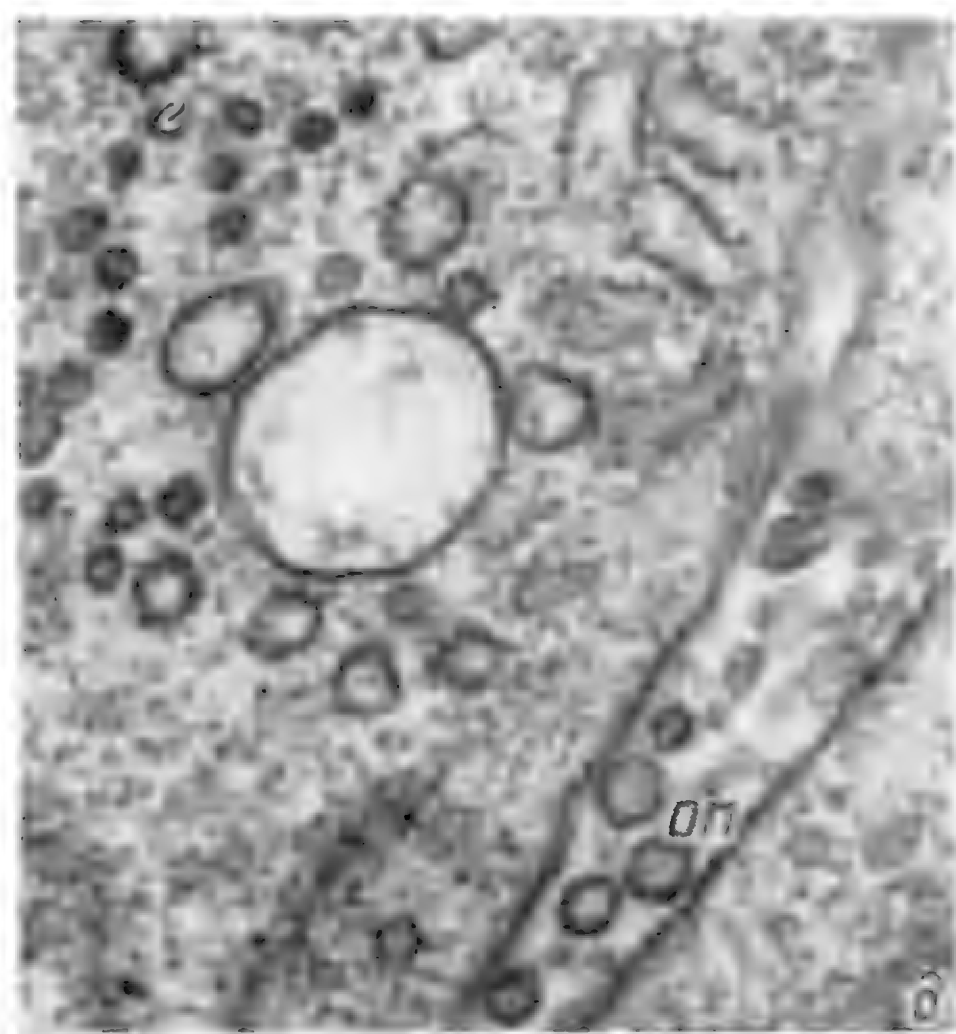


Рис. 34. *Ophiopholis aculeata*. Участки пищеварительных клеток, содержащие модифицированные парные ламеллы гранулярной эндоплазматической сети.

Ув. ×51 000 (*а*, *б*, *д*); ×49 500 (*г*).

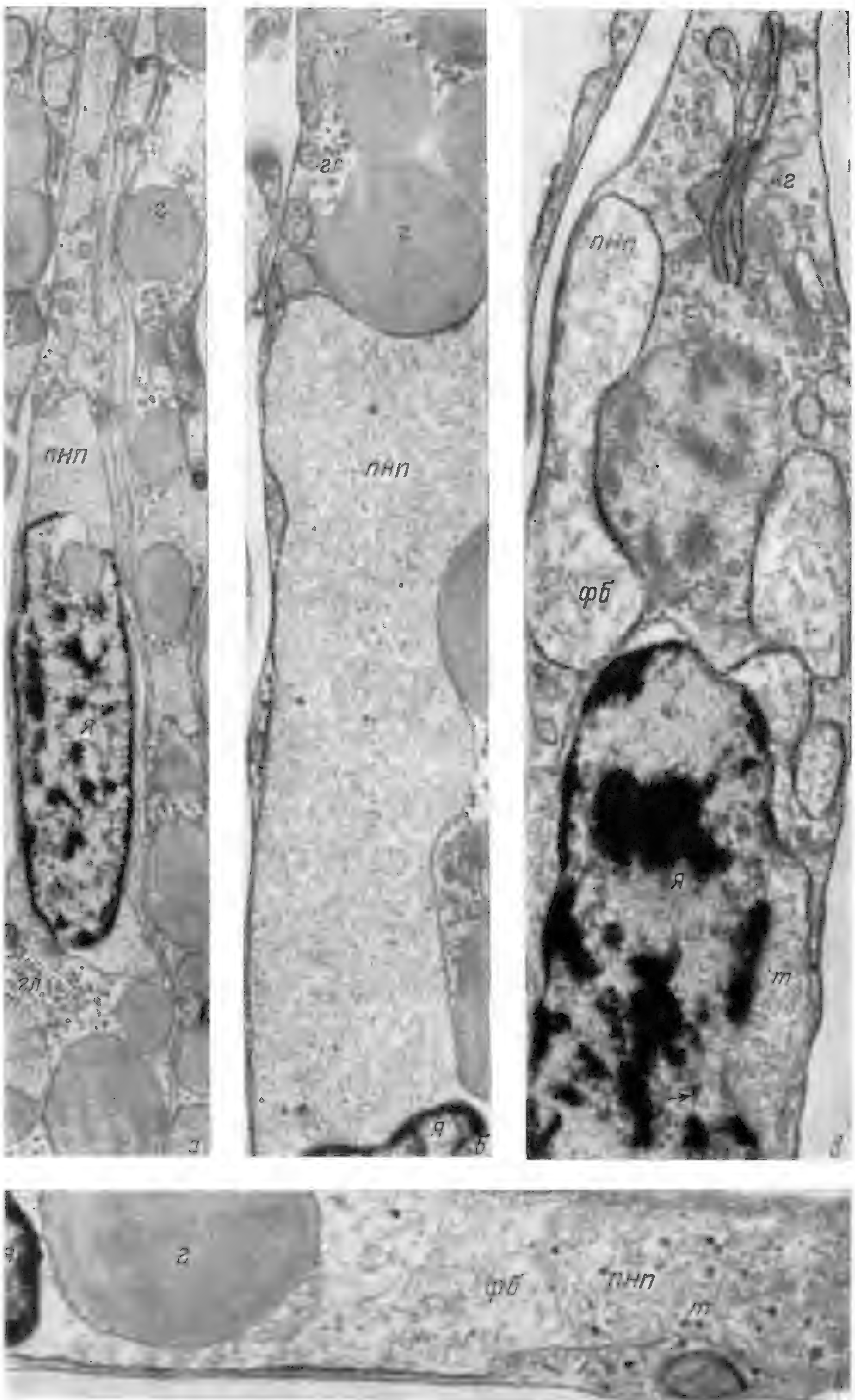


Рис. 35. *Ophiopholis aculeata*. Резкое расширение перинуклеарных пространств в цитоплазме пищеварительных клеток желудка.

Стрелками показан выход материала ядра в перинуклеарное пространство. *фб* — фибриллярный и *т* — тубулярный материал перинуклеарного пространства. Ув. ×10 200 (*а*); ×20 400 (*б*); ×32 000 (*в*, *г*).

ЛИТЕРАТУРА

Алов И. А. Новые данные о секреторной функции комплекса Гольджи. — Усп. соврем. биол., *1968*, т. 65, № 1, с. 144—151.

Атаманова М. В. Кожный и кишечный эпителий кишечнодышащих и некоторые вопросы эволюционной гистологии эпителиев хордовых. — Тез. конф. молодых ученых морфологов г. Ленинграда. Л., «Медицина», *1975*, с. 27—28.

Атаманова М. В. Кожный и кишечный эпителий кишечнодышащих как этап филогенетического развития эпителиев хордовых. — Архив анат., гистол. и эмбриол., *1977*, т. 73, № 9, с. 55—61.

Баранова З. И. Иглокожие Берингова моря. — В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. IV. Л., Изд-во АН СССР, *1957*, с. 149—266.

Баранова З. И. Ежи рода *Strongylocentrotus* северных морей и некоторые особенности их распределения и экологии. — Тез. докл. конф. ЗИН АН СССР. Л., «Наука», *1974*, с. 22.

Баранова З. И. Иглокожие Земли Франца-Иосифа и сопредельных вод. — В кн.: Исследования фауны морей. Т. 14 (22). Л., «Наука», *1977*, с. 435—465.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. М., «Наука», *1964*. 446 с.

Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М., «Мир», *1976*. 259 с.

Винберг Т. Л. Биология питания *Asterias rubens* L. на литорали Белого моря. — Зоол. журн., *1967*, т. 46, вып. 6, с. 923—931.

Воробьев В. А. О возможном адаптивном значении полиплоидизации эпителия в желудке морских звезд семейства Asteriidae. — В кн.: I Всесоюзная конференция по морской биологии. Владивосток, Изд-во ДВНЦ АН СССР, *1977а*, с. 31—32.

Воробьев В. А. Сезонные изменения в эпителии желудка амурской звезды. — В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., *1977б*, с. 14—15 (ЗИН АН СССР).

Воробьев В. А., Лейбсон Н. Л. Цитофотометрическое исследование эпителия кардиального желудка морской звезды. — Цитология, *1974*, т. 16, № 10, с. 1222—1227

Воробьев В. А., Лейбсон Н. Л. Цитофотометрическое выявление градиента плоидности эпителиальных клеток в желудке амурской морской звезды. — Цитология, *1976*, т. 18, № 4, с. 451—457.

Григорьев Н. И. Стойкие цитологические и гистологические особенности строения печени и других органов и тканей в различных группах позвоночных животных. — Архив анат., гистол. и эмбриол., *1966*, т. 50, № 4, с. 120—126.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., «Советская наука», *1947*. 527с.

Дьяконов А. М. Иглокожие Баренцева, Карского и Белого морей. — Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., *1926*, т. 56, вып. 2, с. 98—131.

Дьяконов А. М. Иглокожие северных морей. Определитель по фауне Зоол. ин-та АН СССР. Т. 8. Л., Изд-во АН СССР, *1938*. 166 с.

Дьяконов А. М. Морские звезды морей СССР. Определитель по фауне Зоол. ин-та АН СССР. Т. 34. М.—Л., Изд-во АН СССР, *1950*. 203 с.

Дьяконов А. М. Офиуры (змеехвостки) морей СССР. Определитель по фауне Зоол. ин-та АН СССР. Т. 55. М.-Л., Изд-во АН СССР, *1954*. 135 с.

Дьяконов А. М. Класс змеехвостки или офиуры — Ophiuroidea. — В кн.: Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. Л., Изд-во АН СССР, *1955*, с. 211—213.

Заварзин А. А. (*Zawarzin A. A.*) Der Parallelismus der Structuren als ein Grundprinzip der Morphologia — Z. wiss. Zool., *1925*, Bd 24, N 1, S. 118—220.

Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии нервной системы. — Избранные труды. Т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, *1950*. 419 с.

Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. — Избранные труды. Т. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, *1953*. 716 с.

Заварзин А. А. (мл.). Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л., «Наука», *1976*. 411 с.

Заварзин А. А., Кагановская Э. А., Комар Ю. А. и др. Сравнительно-гистологические исследования кишечных эпителиев беспозвоночных животных. — В кн.: Эво-

люционная морфология беспозвоночных животных. Л., *1976*, с. 17—20 (ЗИН АН СССР).
Залкинд С. Я. Предисловие к русскому изданию. — В кн.: *Вельш У., Шторх Ф.* Введение в цитологию и гистологию животных. М., «Мир», *1976*, с. 5—7.
Зуфаров К. А. Структурные основы процессов фильтрации, всасывания и секреции. Ташкент, «Медицина», *1974*. 32 с.
Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л., «Наука», *1968*. 287 с.
Иванов А. В. Соотношение между Protostomia и Deuterostomia и система животного мира. — Зоол. журн., *1976*, т. 55, № 8, с. 1125—1137.
Иванов А. В., Мончадский А. С., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Под ред. Ю. И. Полянского. М., «Советская наука», *1946*. 631 с.
Калашникова М. М., Студитский А. Н. Электронная микроскопия «околоядерной секреции» в клетках печеночных придатков морской звезды. — Тез. докл. X Всесоюз. конф. по электр. микроск., Ташкент. Т. 2. М., ВИНИТИ, *1976*, с. 150—151.
Кнорре А. Г О ложной многорядности эпителиальных и эпителиморфных пластов. — Архив анат., гистол. и эмбриол., *1972*, т. 62, вып. 6, с. 92—100.
(Кнорре А. Г., Атаманова М. В.) Knorre A. G., Atamanova M. V. On the origin and evolution of epithelial tissues. — Proc. 10 Int. congr. Anatomists a. 8 Annu. Meet. Jap. Assoc. Anatomists, Tokyo, 1975. Tokyo, *1975*, p. 107.
Кузнецов В. В., Матвеева Т А. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана. — Тр. Мурм. биол. ст., *1948*, т. I, с. 242—260.
Кузнецов А. П., Соколова М. Н. О характере питания и распределении *Ophiopholis aculeata* (L). — Тр. Ин-та океанологии, *1961*, т. 46, с. 98—102.
Кузьмина С. В., Шкурко В. И. Структура и функция аппарата Гольджи. — В кн.: Биологические ультраструктуры. Итоги науки. М., ВИНИТИ, *1969*, с. 94—107.
Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М., «Советская наука». *1955*. 399 с.
Лисочкин Б. Г., Хмельницкий О. К. Ультраструктура клеток слизистой оболочки тонкой кишки. — В кн.: Физиология всасывания. Л., «Наука», *1977*, с. 82—121 (в сер. «Руководство по физиологии»).
Литвинова Н. М., Жаркова И. С. Связь способности к аутотомии и регенерации с образом жизни у некоторых офиур. — В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., *1977*, с. 38—39 (ЗИН АН СССР).
Марушкина Н. Б. Авторадиографическое изучение клеточной пролиферации в эпителии пищевода трепанга. — Тез. конф. молодых ученых-морфологов Ленинграда. Л., «Медицина», *1975*, с. 44—45.
Марушкина Н. Б., Грачева Н. Д. Авторадиографическое изучение пролиферативной активности в эпителии пищевода трепанга *Stichopus japonicus*. — Цитология, *1976*. т. 18, № 10, с. 1213—1219.
Миронов А. Н. Морфологические адаптации меридостернальных морских ежей к обитанию в грунте. — В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток, Изд-во ДВНЦ АН СССР, *1974*, с. 110—111.
Неворотин А. И. Окаймленные пузырьки (coated vesicles) и их функциональное значение в клетках животных. — Цитология, *1977*, т. 19, № 1, с. 5—14.
Поленов А. А. Гипоталамическая нейросекреция. Л., «Наука», *1968*. 159 с.
Пропп М. В. Обмен азота и фосфора и регуляция численности и популяции морского ежа. — В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток, Изд-во ДВНЦ АН СССР, *1974*, с. 124—126.
Пропп М. В. Экология морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря: метаболизм и регуляция численности. — Биология моря, *1977*, № 1, с. 39—51.
Савилов А. Н. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря. — Тр. Ин-та океанологии, *1957*, т. XX, с. 88—170.
Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
Синюшкина Л. С. Морфологический анализ строения желудка у морской звезды *Asterias rubens* L. (Echinodermata: Asteroidea). — В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1975а*, с. 38—43.
Синюшкина Л. С. Регенерация пилорических выростов у морской звезды *Asterias rubens* L. (Echinodermata Asteroidea). — В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1975б*, с. 95—98.
Соколова М. Н., Кузнецов А. П. О характере питания и роли трофического фактора в распределении плоского ежа *Echinarachnius parma* Lam. — Зоол. журн., *1960*, т. 39, вып. 8, с. 1253—1256.
Токин И. Б. Ультраструктура щеточной каемки кишечных клеток *Parascaris equorum*. — ДАН СССР, *1959*, т. 125, вып. 4, с. 902—904.
Токин И. Б. Электронномикроскопическое исследование половых и соматических клеток *Parascaris equorum*. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, *1961*. 161 с.
Токин И. Б. Проблемы радиационной цитологии. Л., «Медицина», *1974*. 319 с.
Токин И. Б. Тонкое строение клеток эпителия кишки морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*. — В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1975*, с. 57—60.
Токин И. Б. О роли микротрубочек эпителиальных клеток пищеварительной системы иглокожих. — ДАН СССР, *1978*, т. 242, № 1, с. 215—217.

Токин И. Б., Филимонова Г Ф. Сравнительно-морфологический анализ клеток пищеварительной системы баренцевоморских ежей. — В кн.: Матер. III съезда ВГБО. Т. 2. Рига, «Зинатне», *1976а,* с. 155—157.

Токин И. Б., Филимонова Г Ф. Электронномикроскопическое исследование микротрубочек в эпителии пищеварительного тракта иглокожих. — Тез. докл. X Всесоюз. конф. по электр. микроск., Ташкент. Т. 2. М., ВИНИТИ, *1976б,* с. 234—236.

(Токин И. Б., Филимонова Г Ф.) Tokin I. B., Filimonova G. F. Electron microscope study of the digestive system of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata Echinoidea). — Mar. Biol., *1977а,* v. 44, N 2, p. 143—155.

Токин И. Б., Филимонова Г Ф. Основные закономерности строения пищеварительного тракта иглокожих. — В кн.: I Всесоюзная конф. по морской биологии. Владивосток, Изд-во ДВНЦ АН СССР, *1977б,* с. 135—136.

Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки донных беспозвоночных. — Тр. Ин-та океанологии, *1953,* т. VII, с. 259—299.

Уголев А. М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. М., «Высшая школа», *1961.* 306 с.

Уголев А. М. Пристеночное (контактное) пищеварение. М.—Л., Изд-во АН СССР, *1963.* 170 с.

Уголев А. М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л., «Наука», *1972.* 358 с.

Уголев А. М. Физиология и патология пристеночного пищеварения. Л., «Наука», *1967.* 230 с.

Уголев А. М., Смирнова Л. Ф. Пищеварительно-транспортный конвейер. — В кн.: Физиология всасывания. Л., «Наука», *1977,* с. 489—523 (в сер. «Руководство по физиологии»).

Федотов Д. М. Тип иглокожих (Echinodermata). — В кн.: Руководство по зоологии. Т. 3. М., «Советская наука», *1951,* с. 460—591.

Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., «Наука», *1966.* 404 с.

Филимонова Г Ф. Гисто- и цитохимические особенности строения различных отделов пищеварительного тракта морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata Echinoidea). — В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1975а,* с. 27—37.

Филимонова Г Ф. Электронномикроскопическое исследование строения клеток эпителия желудка морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis.* — В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1975б,* с. 53—56.

Филимонова Г Ф. Ультраструктура всасывающих клеток желудка офиуры Ophiopholis aculeata (L.) — Echinodermata : Ophiuroidea. — ДАН СССР, *1978,* т. 242, № 1, с. 222—224.

Филимонова Г Ф., Токин И. Б. Ультраструктура клеток печеночного выроста морской звезды. — Матер. IX Всесоюз. конф. по электрон. микроскопии, Тбилиси. М., «Наука», *1973,* с. 436.

Филимонова Г Ф., Токин И. Б. Субмикроскопические особенности строения клеток печеночного выроста морской звезды Asterias rubens. — В кн.: Биология развития морских организмов. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1974,* с. 55—66.

Филимонова Г Ф., Токин И. Б. Ультраструктура клеток эпителия пищевода морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis.* — В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1975,* с. 46—52.

Филимонова Г Ф., Токин И. Б. Функциональная морфология клеток пищеварительной системы морских ежей. — В кн.: Биология Баренцева и Белого морей. Апатиты, Изд-во КФ АН СССР, *1976,* с. 67—80.

Хлопин Н. Г Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. М., Изд-во АН СССР, *1946.* 491 с.

Холодов В. И. Ассимиляция различных форм пищи морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis.* — Гидробиол. журн., *1975,* т. 11, № 6, с. 41—46.

Христолюбова Н. Б. Функциональная морфология цитоплазматических органелл. Новосибирск, «Наука», *1977.* 188 с.

Чухчин В. Д. Анатомия и гистология пищеварительной системы двух неправильных ежей *Spatangus purpureus* O. F. Muller и *Brisopsis lyrifera* Forbes. — В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в мае—июле 1970. Киев, «Наукова думка», *1971,* с. 22—23.

Шорыгин А. А. Иглокожие Баренцева моря. — Тр. Плавучего морск. науч. ин-та, *1928,* т. 3, вып. 4, с. 5—107.

Шорыгин А. А. Тип Echinodermata — иглокожие. — В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР. Под ред. Н. С. Гаевской. М., «Советская наука», *1948,* с. 465—495.

Aldrich F. A. A preliminary study of the digestive enzymes of the alimentary canal (*Asterias forbesi*). Ph. D. thesis, Rutgers University, *1954.*

Ahearn G., Townsley A. Integumentary amino acid transport and metabolism in the apodous sea cucumber, *Chiridota rigida.* — J. Exp. Biol., *1975,* v. 62, N 3, p. 733—752.

Allen W V., Giese A. C. An in vitro study of lipogenesis in the sea-star, *Pisaster ochraceus.* — Comp. Biochem. a. Physiol., *1966,* v. 17, N 1, p. 23—38.

Anderson J. M. Cellular structure and function in the digestion diverticula of the starfish, *Asterias forbesi.* — Anat. Rec., *1952,* v. 113, N 4, p. 541.

Anderson J. M. Structure and function in the pyloric caeca of *Asterias forbesi.* — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1953,* v. 105, N 1, p. 47—61.

Anderson J. M. Studies on the cardiac stomach of the starfish *Asterias forbesi.* — Biol. Bull.

mar. biol. Lab. Woods Hole, *1954*, v. 107, N 2, p. 157—173.

Anderson J. M. Studies on the cardiac stomach of a starfish, *Patiria miniata* (Brandt). — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole *1959*, v. 117, N 2, p. 185—201.

Anderson J. M. Histological studies on the digestive system of a starfish *Henricia*, with notes on Tiedemann's pouches in starfishes. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1960*, v. 119, N 3, p. 371—398.

Anderson J. M. Pyloric caeca and Tiedemann's pouches in *Linckia columbriae*. — Amer. Zool., *1962a*, v. 2, N 3, p. 387.

Anderson J. M. Studies on visceral regeneration in sea-stars. I. Regeneration of pyloric caeca in *Henricia leviuscula* (Stimpson). — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1962в*, v. 122, N 3, p. 321—342.

Anderson J. M. Studies on visceral regeneration in sea-stars. II. Regeneration of pyloric caeca in Asteriidae, with notes on the source of cells in regenerating organs. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1965a*, v. 128, N 1, p. 1—23.

Anderson J. M. Studies on visceral regeneration in sea-stars. III. Regeneration of the cardiac stomach in *Asterias forbesi* (Desor). — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1965b*, v. 129, N 4, p. 454—470.

Anderson J. M. Aspects of nutritional physiology. — In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Boolootian. New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966*, p. 329—357.

Araki G. S. On the physiology of feeding and digestion in the sea-star *Patiria miniata*. — Diss. Abstrs, *1964*, v. 25(7), p. 4306.

Araki G. S., Giese A. S. Carbohydrase in sea-stars. — Physiol. Zool., *1970*, v. 43, N 4, p. 296—305.

Awerinzew S. Ueber die Pigmente von *Strongylocentrotus droebachiensis*. — Arch. Zool. exp. et gen., Ser. 5, *1911*, v. 8, N 1, p. I—VIII.

Baccetti B. Perplessità e conferme sul problema della struttura dei filamenti muscolari miosinici. — Boll. Soc. ital. biol. sper., *1966*, v. 42, p. 1181—1184.

Baccetti B., Rosati F. On the thick filaments of holothurian muscles. — J. microsc., *1968a*, v. 7, N 3, p. 455—458.

Baccetti B., Rosati F. The fine structure of the Polian vesicles of Holothurians. — Z. Zellforsch., *1968b*, Bd 90, H. 1, S. 148—160.

Bai M. M. Regeneration in the holothurian *Holothuria scabra* Jager. — Indian J. Exp. Biol., *1971*, v. 9, N 4, p. 467—471.

Bargmann W., Behrens B. Über die Pylorusanhänge des Seesterns (*Asterias rubens* L.), insbesondere ihre Innervation. — Z. Zellforsch., *1968*, Bd 84, H. 4, S. 563—584.

Bargmann W M., Harnack V., Jacob K. Über den Feinbau des Nervensystems desSeesterns (*Asterias rubens* L.). — Z. Zellforsch., *1962*, Bd 56, H. 5, S. 573—594.

Barnes A. T Quetin L. B., Childress J., Pawson D. L. Deep-sea macroplanktonic sea cucumbers, suspended sediment feeders captured from deep submergence viliele. — Science, *1976*, v. 194, N 4269, p. 1083—1085.

Barnier G. W. Sheehan M. V., Williams D. C. The production and secretion of digestive enzymes in the purple seastars. — Mar. Biol., *1975*, v. 29, N 3, p. 261—266.

Bear R. S. X-ray diffraction studies on protein fibers. II. Feather rachis porcupine quill tip and clam muscle. — J. Amer. Chem. Soc., *1944*, v. 66, N 12, p. 2043—2050.

Bell A. L., Farmanfarmaian A. Fine structure of the intestine and hemal sinuses of Thyone. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1967*, v. 133, N 2, p. 459.

Bennet J., Giese A. C. The annual reproductive and nutritional cycles in two western sea urchins. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1955*, v. 109, N 3, p. 226—237.

Benson A. A., Patton J. S., Field C. E. Wax digestion in a Crown-of-Thorns starfish. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1975*, v. 52B, N 2B, p. 339—340.

Berridge M. J., Oschman J. L. Transporting epithelia. New York—London, Acad. Press, *1972*. 91 p.

Binyon J. Physiology of echinoderms. Oxford—New York, Pergamon Press, *1972*. 264 p.

Birkeland C., Dayton P. K. Feeding behaviour of asteroids and escape responces of their prey in the Puget Sound region. — Ecology, *1968*, v. 49, N 4, p. 603—619.

Blegvad T H. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. — Rept. Dan. Biol. Stat., *1915*, v. 22, p. 41—78.

Bogart B. I. Secretory dynamics of the rat submandibular gland. An ultrastructural and cytochemical study of the isoproterenol-induced secretory cycle. — J. Utrastruct. Res., *1975*, v. 52, N 2, p. 139—155.

Boolootian R. A. A histological study of the food canal of *Strongylocentrotus franciscanus*. — Helg. wiss. Meeresuntersuch., *1964*, v. 11, N 2, p. 118—127.

Boolootian R. A. (ed). Physiology of Echinodermata. New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966*, 822 p.

Boolootian R. A., Giese A. C. Coelomic corpuscles of echinoderms. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1958*, v. 115, N 1, p. 53—63.

Boolootian R. A., Lasker R. Digestion of brown algae and the distribution of nutrients in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1964*, v. 11, N 3, p. 273—289.

Bouillon J., Jangoux A. M. Anatomie, histologie et histochimie des caecum rectaux d'*Asterias rubens* L. (échinoderme, astéroide). — Cah. Biol. mar., *1970*, t. 11, N 3, p. 259—277.

Brauer R. W., Jordan M. R. Triggering of the stomach eversion reflex of Acanthaster planci by oral extracts. — Nature, *1970*, v. 228, N 5269, p. 344—346.

Brun E. Food and feeding habits of *Luidia ciliaris* (Echinodermata : Asteroidea). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1972*, v. 52, N 1, p. 225—236.

Buchanan J. B. A comparative study of some features of the biology of *Amphiura filiformis* and *Amphiura chiajei* (Ophiuroidea) considered in relation to their distribution. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1964,* v. 44, N 3, p. 565—576.

Buchanan J. B. Feeding and the control of volume withih the tests of regular sea-urchins. — J. Zool. London, *1969,* v. 159, pt 1, p. 51—64.

Budington R. A. Concerning of the intestinal coecum in *Asterias forbesi.* — Anat. Rec., *1927,* v. 37, N 2, p. 121.

Budington R. A. On the persistence of uselessness. — Scient. Monthly, *1936,* v. 42, N 2, p. 179—183.

Budington R. A. The ciliary transport-system of *Asterias forbesi.* — Biol. Bull. mar. biol. Lad. Woods Hoole, *1942,* v. 83, N 4, p. 438—450.

Bullock T H., Horridge G. A. Structure and function in the nervous system of invertebrates. V. I, II. San Francisco, Freeman, *1965.* 1719 p.

Bundy H. F., Gustafson J. Purification and comparative biochemistry of a protease from the starfish *Pisaster giganteus.* — Comp. Biochem. a. Physiol., *1973,* v. 44B, N 1B, p. 241—251.

Burighel P., Milanesi C. The cytology of the gut epithelium in the colonial ascidian *Botryllus schlosseri.* — Boll. Zool., *1975,* v. 42, N 4, p. 439—440.

Burnett A. L. The mechanism employed by the starfish *Asterias forbesi* to gain access to the interior of the bivalve *Venus mercenaria.* — Ecology, *1960,* v. 41, N 3, p. 583—584.

Burton M. P. M. Haemal system of regular echinoids. — Nature, *1964,* v. 204, N 4964, p. 1218.

Camacho Z., Brown J. R., Kitto G. B. Purification and properties of trypsin-like proteases from the starfish, *Dermasterias imbricata.* — J. Biol. Chem., *1970,* v. 245, N 15, p. 3964—3972.

Camacho Z., Brown J. R., Kitto G. B. Structural studies on a starfish trypsin. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1976,* v. 54B, N 1B, p. 27—32.

Camp D. K., Cobb S. P., Breedveld J. E. van. Overgrazing of sea grasses by a regular urchin, *Lytechinus variegatus.* — Bioscience, *1973,* v. 23, N 1, p. 37—38.

Caro L. C., Palade G. E. Protein synthesis, storage and discharge in pancreatic exocrine cell. An autoradiographic study. — J. Cell. Biol., *1964,* v. 20, N 3, p. 473—495.

Castro P. Symbiosis between *Echinoecus pentagonus* (Echinoidea). Ph. D. dissertation, University of Hawaii Honolulu, *1969.* 178 p.

Chadwick H. C. Echinus. N III. L. M. B. C. Mem. typ. Br. mar. Pl. Anim.London, *1900. 28 p.*

Chadwick H. C. Antedon. N XV. L. M. B. C. Mem. typ. Br. mar. Pl. Anim. London, *1907.* 48 p.

Chadwick H. C. Asterias. N XXV. L. M. B. C. Mem. typ. Br. mar. Pl. Anim. London, *1923.* 63 p.

Chan V. G., Fontaine A. R. Is there a β-cell homology in starfish? — Gen. comp. Endocrinol., *1971,* v. 16, N 2, p. 183—191.

Chapeaux M. Sur la nutrition des Echinodermes. — Bull. Acad. Roy. de Belgique, *1893,* v. 26, sér. 3, p. 227—232.

Chandra S., Stefani S. S. A possible mode of formation of tubuloreticular structures. — J. Ultr. Res., *1976,* v. 56, N 3, p. 304—311.

Chesher R. The morphology and function of the frontal ambulacrum of *Moira atropos* (Echinoidea : Spatangoida). — Bull. mar. Sci. Gulf Caribb., *1963,* v. 13, N 3, p. 549—573.

Chesher R. H. Destruction of Pacific Corals by the sea star *Acanthaster planci.* — Science, *1969,* v. 165, N 3890, p. 280—283.

Chia F. S. Histology of the pyloric caeca and its changes during brooding and starvation in a starfish, *Leptasterias hexactis.* — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1969*a, v. 136, N 2, p. 185—192.

Chia F. S. Some observations on the locomotion and feeding of the sand dollar, *Dendraster excentricus* (Echschholtz). — J. exp. mar. Biol., Ecol., *1969b,* v. 3, N 2, p. 162—170.

Choe S. Biology of the Japanese sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. Fisheries Coll., Pusan National Univ. Pusan, *1962.* 226 p.

Christensen A. G. The feeding behaviour of the sea star *Evasterias troschelli* Stimpson. — Limnol., Oceanogr., *1957,* v. 2, N 2, p. 180—197.

Christensen A. G. Feeding biology of the sea star *Astropecten irregularis* Pennant. — Ophelia, *1970,* v. 8, N 1—2, p. 1—134.

Clark A. M. Starfishes and their relations. — Brit. Mus. (Nat. Hist.). London, *1962.* 119 p.

Cobb J. L. S. The innervation of the oesophagus of the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma.* — Z. Zellforsche., *1969,* Bd 98, S. 323—332.

Cobb J. L. S., Laverack M. The lantern of *Echinus esculentus* L. Gross anatomy and physiology. — Proc. Roy. Soc. London, *1966,* v. B 164, N 997, p. 624—640.

Cobb J. L. S., Laverack M. S. T Neuromuscular system in echinoderms. — Symp. Zool. Soc. London, *1967,* v. 20, p. 25—51.

Coe W. R. Echinoderms of Connecticut. — Conn. Geol. a. Hist. Survey, *1912,* bull. 19.

Crane R. K. Absorption of sugars. — In: Handbook of Physiology. V. III. Ed. C. F. Code. Washington D. C., Physiological Society, *1968,* p. 1323—1351.

Crozier W. J. The amount of bottom material ingested by holothurians (Stichopus). — J. exp. Zool., *1918,* v. 26, N 2, p. 379—389.

Cuénot L. Études anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. — Arch. Zool. exp. et gén., *1886,* Sér. 2, t. 6, p. 32—82.

Cuénot L. Contribution a l'étude anatomique des Astérides. — Arch. Zool. exp. et gén., *1887,* sér. 2, t. 5, p. 1—144.

Cuénot L. Étude morphologiques sur les Échinodermes. — Arch. Biol., *1891,* t. 11, N 3, 4, p. 314—680.

Cuénot L. Anatomie, éthologie et systématiques des Échinodermes. — In: Traité

de Zoologie. T.XI. Ed. P. P. Grasse. Paris, Masson, *1948*, p. 3—363.
D'Agostino A. S., Farmanfarmaian A. Transport of nutrients in the holothurian *Leptosynapta inhaerens.* — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1960*, v. 119, N 2, p. 301.
Davis W P. Observations on the biology of the ophiuroid *Astrophyton muricatum.* — Bull. mar. sci. Gulf Caribb., *1966*, v. 16, N 3, p. 435—444.
Dorman H. P. The morphology and physiology of the invertebrate liver and hepatopancreas. — J. Morph. a. Physiol., *1928*, v. 45, N 2, p. 537—554.
Doyle W L. Vesiculated axons in haemal vessels of an holothurian, *Cucumaria frondosa.* — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1967*, v. 132, N 3, p. 329—336.
Doyle W. L., McNiel F. The fine structure of the respiratory tree in Cucumaria. — Quart. J. micr. Sci., *1963*, v. 105, pt I, p. 7—11.
Dubois P., Tachon G. 'GERL-complex', lysosomes et grains de sécrétion au cours de la différenciation cellulaire dans une glande endocrine chez l'homme : l'antéhypophyse foetale. — J. Microsc. (Paris), *1974*, v. 19, N 3, p. 253—264.
Eichelbaum E. Ueber Nahrung und Ernährungsorgane von Echinodermen. — Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, Neue Folge, *1909*, Bd 11, S. 187—276.
Elliot G. F., Hanson J., Lowy J. Paramyosin elements in lamellibranches muscles. — Nature, *1957*, v. 180, N 4597, p. 1291—1292.
Elyakova L. A., Kozlovskaya E. P. Proteinases of starfish. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1975*, v. 50B, N 2B, p. 249—253.
Endean R. The coelomocytes and coelomic fluids. — In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Boolootian. New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966*, p. 301—328.
Engster M. S., Brown S. C. Histology and ultrastructure of the tube foot epithelium in the Phanerozonian starfish, Astropecten. — Tissue a. Cell, *1972*, v. 4, n 3, p. 503—518.
Enriques P. Digestione, circolazione e assorbimento nelle Oloturie. — Arch. zool. ital., *1902*, v. 1, N 1, p. 1—58.
Eppley R. W., Lasker R. Alginase in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus.* — Science, *1959*, v. 129, N 3343, p. 214—215.
Farmanfarmaian A. Transport of nutrients in echinoderms. — Proc. XVI Int. Cong. Zool., *1963*, v. 1, p. 118.
Farmanfarmaian A. The respiratory physiology of Echinoderms. — In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Boolootian. New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966*, p. 245—266.
Farmanfarmaian A. Intestinal absorption and transport in Thyone. I. Biological aspects. — Biol. Bull. mar.biol. Lab. Woods Hole, *1969a*, v. 137, N 1, p. 118—131.
Farmanfarmaian A. Intestinal absorption and transport in Thyone. II. Observations on sugar transport. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1969b*, v. 137, N 1, p. 132—145.
Farmanfarmaian A., Phillips J. H. Digestion, storage and translocation of nutrients in the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus.* — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1962*, v. 123, N 1, p. 105—120.
Farmanfarmaian A., Giese A. C., Boolootian R. A., Bennett J. Annual reproduction cycles in four species of west coast starfish. J. exp. Zool., *1958*, v. 138, N 2, p. 355—367.
Favorov V V., Vaskovsky V. E. Alginase of marine invertebrates. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1971*, v. 38B, N 4B, p. 689—696.
Feder H. M. On the methods used by the starfish *Pisaster ochraceus* in opening three types of bivalve mollusc. — Ecology, *1955*, v. 36, N 4, p. 764—766.
Feder H. M. The food of the starfish *Pisaster ochraceus* along the California coast. — Ecology, *1959*, v. 40, N 4, p. 721—724.
Fedotov D. M. Die Morphologie der Euryalae. — Z. wiss. Zool., *1926*, v. 127, N 3, p. 403—528.
Fell H. B. Ecology of Crinoids. — In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Boolootian. New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966*, p. 49—62.
Fenchel T Feeding biology of the sea star *Luidia sarsi,* Duben and Koren. — Ophelia, *1965*, v. 2, N 2, p. 223—236.
Ferguson J. C. The nature of the connective tissue of the body wall retractor harness and cardiac stomach of the starfish, *Asterias forbesi.* — Amer. Zool., *1960*, v. 3, N 4, p. 522.
Ferguson J. C. Nutrient transport in starfish. I. Properties of the coelomic fluid. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1964a*, v. 126, N 1, p. 33—53.
Ferguson J. C. Nutrient transport in starfish. II. Uptake of nutrients by isolated organs. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1964b*, v. 126, N 4, p. 391—406.
Ferguson J. C. Utilization of dissolved exogenous nutrients by the starfishes, *Asterias forbesi* and *Henricia sanguinolenta.* — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1967a*, v. 132, N 1, p. 161—173.
Ferguson J. C. An autoradiographic of the utilization of free exogenous aminoacids by starfishes. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1967b*, v. 133, N 2, p. 317—329.
Ferguson J. C. Transport of amino acids by starfish digestive glands. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1968a*, v. 24, N 3, p. 921—931.
Ferguson J. C. An autoradiographic analysis of the uptake of three species of starfishes. — Amer. Zool., *1968b*, v. 8, N 4, p. 805.
Ferguson J. C. Feeding activity of Echinaster and its induction with dissolved nutrients. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1969*, v. 136, N 3, p. 374—384.
Ferguson J. C. An autoradiographic study of the translocation and utilization of amino acids by starfish. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1970*, v. 138, N 1, p. 14—25.
Fish J. D. The digestive system of the holothurian *Cucumaria elongata.* I. Structure of the gut and haemal system. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1967a*, v. 132, N 3, p. 337—353.

Fish J. D. The digestive system of the holothurian *Cucumaria elongata*. II. Distribution of the digestive enzymes. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1967b*, v. 132, N 3, p. 354—361.
Fish J. D. The biology of *Cucumaria elongata*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1967c*, v. 47, N 1, p. 129—143.
Fjerdingstad. E. J. The ultrastructure of choanocyte collars in *Spongilla lacustris* (L.). — Z. Zellforsch., *1961*, v. 53, p. 645—657.
Fontaine A. R. Neurosecretion in the ophiuroid, Ophiopholes. — Science, *1962*, v. 138, N 3543, p. 908—909.
Fontaine A. R. The integumentary mucus secretions of the ophiuroid *Ophiocomina nigra*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K. *1964*, v. 44, N 1, p. 145—162.
Fontaine A. R. The feeding mechanisms of the Ophiuroid *Ophiocomina nigra*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1965*, v. 45, N 2, p. 373—385.
Forbes E. A history of British starfishes and other animals of the class Echinodermata. London, J. Van. Voorst, *1841*. 268 p.
Forster G. R. The ecology of *Echinus esculentus* L. Quantitative distribution and rate of feeding. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1959*, v. 38, N 2, p. 361—367.
Franssen J., Jeuniaux C. Digestion de l'acide alginique chez les invertébrés. — Cah. Biol. mar., *1965*, t. 6, N 1, p. 1—21.
Fuji A. Studies on the biology of the sea urchin. IV. Histological observation of the food canal of *Strongylocentrotus intermedius*. — Bull. Fac. Fisheries, Hokkaido Univ., *1961*, v. 11, N 4, p. 195—202.
Fuji A. Studies on the biology of the sea urchin. V Food consumption of *Strongylocentrotus intermedius*. — Jap. J. Ecol., *1962*, v. 12, N 5, p. 181—186.
Galtsoff P. S., Loosanoff V. L. Natural history and methods of controlling the sea star *Asterias forbesi*. — Bull. Bur. Fish. Wash., *1939*, v. 49, N 31, p. 75—132.
Gemmill J. F. On the ciliation of asterids, and on the question of ciliary nutrition in certain species. — Proc. Zool. Soc. London, *1915*, v. 1, N 1, p. 1—19.
Giese A. C. Further studies on *Allocentrotus fragilis*, a deep-sea echinoid. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1961*, v. 121, N 1, p. 141—150.
Giese A. C. On the biochemical constitution of some echinodermes. — In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Boolootian. New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966a*, p. 757—796.
Giese A. C. Lipids in the economy of marine invertebrates. — Phys. Rev., *1966b*, v. 46, N 2, p. 244—298.
Giese A. C., Greenfield L., Huang H., Farmanfarmaian A., Boolootian R., Lasker R. Organic productivity in the reproductive cycle of the purple sea urchin. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1958*, v. 116, N 1, p. 49—58.
Gilliam E. B., Kitto G. B. Isolation of a starfish trypsin by affinity chromatography. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1976*, v. 54B, N 1B, p. 21—26.
Gislén T. Echinoderm studies. — Zool. Bidr., Uppsala, *1924*, v. 9 p. 1—316.
Goodbody I. The feeding mechanism in the sand dollar *Mellita sexiesperforata* (Leske). — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1960*, v. 119, N 1, p. 80—86.
Greenfield L., Giese A. C., Farmanfarmaian A., Boolootian R. A. — Cyclical biochemical changes in several Echinoderms. — J. exp. Zool., *1958*, v. 139, N 3, p. 507—524.
Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Die Holothurien. — Z. wiss. Zool., *1883*, v. 39, p. 145—190.
Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. H. 1. Die Holothurien. Jena, G. Fischer, *1884*. 100 p.
Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. H. 2. Die Asteriden anatomisch und histologisch Untersucht. Jena, G. Fischer, *1885*. 119 p.
Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. H. 3. Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangiden. Jena, G. Fischer, *1887*. 176 p.
Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. H. 4. Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jena, G. Fischer, *1889a*, 160 p.
Hamann O. Die Anatomie und Histologie des Ophiuren. — Z. Naturwiss., *1889b*, v. 23, p. 233—384.
Hancock D. The feeding behaviour of starfish on Essex oyster beds. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1955*, v. 34, N 2, p. 313—331.
Hancock D. The feeding behaviour of *Psammechinus. miliaris*. — Proc. Zool. Soc. London, *1957*, v. 129, N 2, p. 255—262.
Hancock D. Notes on starfish on an Essex oyster bed. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1958*, v. 37, p. 565—589.
Hancock D. A. Some aspects of the biology of the sunstar *Crossaster papposus* (L.). — Ophelia, *1974—1975*, v. 13, N 1—2, p. 1—30.
Hand A. R. Morphology and cytochemistry of the Golgi apparatus of rat salivary gland acinar cells. — Amer. J. Anat., *1971*, v. 130, N 2, p. 141—158.
Hand A. R. Oliver C. Relationship between the Golgi apparatus, GERL, and secretory granules in acinar cells of the rat exorbital lacrimal gland. — J. Cell Biol., *1977*, v. 74, N 2, p. 371—376.
Harvey E. B. The American Arbacia and other sea urchins. Princeton—New York, Princeton University Press, *1956*, 298 p.
Haströn B. E., Lönning S. Experimental studies of *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*. — Sarsia, *1967*, v. 29, p. 165—176.
Hatanaka M., Kosaka M. Biological studies on the population of the starfish *Asterias amurensis* in Sandai Bay. —Tohuki J. Agric. Res., *1959*, v. 9, p. 159—178.
Hayashi R. Studies on the morphology of Japanese sea star. I. Anatomy of *Henricia sanguinolenta* var. ohshimai. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. ser. VI, *1935a*, N 1, p. 1—26.
Hayashi R. Studies on the morphology of Japanese sea star. II. Anatomy of *Asterina batheri* and *Patiria pectinifera*. —

J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. VI, *1935b*, N 4, p. 197—212.

Henri V., Lalou S. Regulation osmotiques des liquides internes chez les Holothuries. — Compt. rend. Soc. Biol., *1903*, v. 55, p. 1243.

Herreid C., LaRussa Vincent F., DeFesi C. R. Blood vascular system of the sea cucumber, *Stichopus moebii.* — J. Morphol., *1976*, v. 150, N 2, pt. 1, p. 423—451.

Hetzel H. R. Studies on holothurian coelomocytes. II. Origin of coelomocytes and the formation of brown bodies. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1965*, v. 128, N 1, p. 102—111.

Heyde H. C., van der. On the physiology of digestion, respiration, and excretion in echinoderms. — Dissertation, Amsterdam, C. de Boer Jr., *1922*. 119 p.

Heyde H. C., van der. Petites contributions à la physiologie comparée. II. La résorption chez les Échinoderms. — Arch. Neerl. Physiol., *1923*, v. 8, p. 118—147.

Heyde H. C., van der. Oomen H. Sur l'existence chez les étoiles de mer d'une digestion intracellulaire. — Arch. Int. Physiol., *1924*, v. 24, N 1, p. 41—53.

Himmelman J. H. Some aspects of ecology of *Strongylocentrotus droebachiensis* in eastern Newfoundland. M. Sc. thesis, Memorial University St. Johns. Newfoundland, *1969*. 153 p.

Holland N. D. An electron microscopie study of the papillae of crinoid tube feet. — Pubbl. Staz. zool. Napoli, *1969* (*1971*), v. 37, N 4, p. 575—580.

Holland N. D., Ghiselin M. T Comparative study of gut mucous cells in thirty seven species of the class Echinoidea (Echinodermata). — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1970*, v. 138, N 3, p. 286—305.

Holland N. D., Lauritis J. A. The fine structure of the gastric exocrine cells of the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus.* — Trans. Amer. Microsc. Soc., *1968*, v. 87, N 2, p. 201—209.

Holland N. D., Nimitz S. A. An autoradiographic and histochemical investigation of the gut mucopolysaccharides of the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1964*, v. 127, N 2, p. 280—293.

Holtzman E., Dominitz R. Cytochemical studies of lysosomes, Golgi apparatus and endoplasmic reticulum in secretion and protein uptake by adrenal medulla cells of the rat. — J. Histochem., Cytochem., *1968*, v. 16, N 5, p. 320—336.

Hori S. H., Tanahashi K., Matsuoka N. Morphological and cytochemical studies on the secretory granules of the pyloric caeca of the starfish, *Asterias amurensis.* — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1974*, v. 152, N 1, p. 64—74.

Huang H., Giese A. C. Tests for digestion of algal polysaccharides by some marine herbivorous. — Science, *1958*, v. 127, N 3296, p. 475.

Hulings N. C., Hemlay D. W An investigation of the feeding habits of two species of sea stars. — Bull. mar. sci. Gulf Caribb., *1963*, v. 13, N 2, p. 354—359.

Hyman L. H. The invertebrates: Echinodermata. The coelomate Bilateria. New York, McGraw-Hill Book Co., Inc., *1955*. 763 p.

Hyman L. H. Notes on the biology of the fivelunuled sand dollar. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1958*, v. 114, N 1, p. 54—56.

Irving L. Ciliary currents in starfish. — J. exp. Zool., *1924*, v. 41, N 1, p. 115—124.

Ito S., Winchester R. J. The fine structure of the gastric mucosa in the bat. — J. Cell. Biol., *1963*, v. 16, N 3, p. 541—577

Jangoux M. La structure fine des caecums rectaux de deux Asteriidae *Marthasterias glacialis* (L.) et *Coscinasterias tenuispina* (Lam.) (Echinodermata, Asteroidea). — Z. Zellforsch., *1972*, Bd 128, N 3, S. 366—384.

Jangoux M., Massin C., Van Impe E. Mise en évidence du rôle émonctoire des caecums rectaux d'*Asterias rubens L.* (Echinodermata, Asteroidea). — Compt. Rend. Acad. sci., *1975*, t. D281, N 10, p. 643—646.

Jangoux M., Perpéet A. C. Étude comparative de la structure fine des caecums pyloriques de trois especes d'Asteriidae (Échinodermata, Asteroidea). — Cah. Biol. mar., *1972a*, t. 13, N 3, p. 401—420.

Jangoux M., Perpéet A. C. Étude histochimique de l'effet du jeûne sur les organes digestifs de l'étoile de mer *Asterias rubens* L. — Compt. Rend. Acad. sci., *1972b*, v. D274, N 18, p. 2587—2589.

Jangoux M., Perpeet C., Cornet D. Contribution a l'étude des poches stomacales d'*Asterias rubens* (Echinodermata : Asteroidea). — Mar. Biol., *1972*, v. 15, N 4, p. 329—335.

Jangoux M., Van Impe E. Étude comparative des activités phosphomonoesterasiques de plusieurs espèses d'Astéroides (Echinodermes) précedée d'une note anatomique. — Cah. Biol. mar., *1971*, t. 12, N 4, p. 405—418.

Jensen M. The Strongylocentrotidae (Echinoidea), a morphological and systematic study. — Sarsia, *1974*, N 57, p. 113—148.

Jensen H. Ultrastructure of the dorsal hemal vessel in the sea-cucumber *Parastichopus tremulus* (Echinodermata Holothuroidea). — Cell a. Tissue Res., *1975*, v. 160, N 3, p. 355—369.

Jones N. S., Kain J. M. Subtidal algal colonization following the removal of Echinus. — Helg. wiss. Meeresunters., *1967*, Bd 15, N 1—4, S. 460—466.

Karnovsky M. L., Jefferey S. Sk., Thompson M. S., Dean H. W A chemical and histochemical study of the lipides of the pyloric caecum of the starfish, *Asterias forbesi.* — J. Biophys., Biochem. a. Cytol., *1955*, v. 1, N 2, p. 173—182.

Kawaguti S. Electron microscopy of the intestinal wall of the sea-cucumber with special attention to its muscle and nerve plexus. — Biol. J. Okayama Univ., *1964*, v. 10, N 1, p. 39—50.

Kawaguti S. Electron microscopy on the body wall of the sea-cucumber with special attention to its mucous cells. — Biol. J. Okayama Univ., *1966*, v. 12, N 1, p. 35—45.

Kawaguti S., Ikemoto N. Electron microscopy on the longitudinal muscle of the sea-cucumber. — In: Molecular Biology of Muscular Contraction. Eds.: Ehashi S., Oosawa F., Sekine T., Tonomura Y. Amsterdam, Elsevier Publ. Company, *1965*, p. 124—131.

Kawamoto N. The anatomy of Caudina chilensis with especial reference to the perivisceral coelom, the blood, and the water vascular system in their relation to the blood circulation. — Sci. Repts Tohoku Univ., ser. 4B, *1926*, N 2, p. 239—264.

Kier P., Grant R. Echinoid distribution and habits in Key Largo coral reef preserve, Florida. — Smithson. misc. Collns., *1965*, v. 149, p. 1—68.

Kindred J. A study of the genetic relationships of the amebocytes with spherules in Arbacia. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1926*, v. 50, N 2, p. 147—154.

Koehler R. Recherches sur les échinides des côtes de Prρvence. — Ann. Mus. Hist. Natur. Marseilles Zool., *1883*, v. 1, N 3, p. 1—139.

Koller G. Versuche an marinen Wirbellosen über die Aufnahme gelöster Nährstoffe. — Z. vergl. Physiol., *1930*, Bd 11, S. 437—447.

Komniz D. R., Saad F., Laki K. Vertebrate and invertebrate tropomyosins. — Nature, *1957*, v. 179, N 4552, p. 206—207.

Kozlovskaya E. P., Elyakova L. A. Purification and properties of trypsin-like enzymes from the starfish, *Lysastrosoma anthosticta*. — *Biochim. Biophys. Acte, 1974,* v. 371, N 1, p. 63—70.

Kozlovskaya E. P., Elyakova L. A. Certain properties of preparations from starfish proteinases. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1975*, v. 50B, N 2B, p. 255—258.

Kozlovskaya E. P., Vaskovsky V. E. A comparative study of proteinases of marine invertebrates. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1970*, v. 34, N 1, p. 137—142.

Krishnan S. Histochemical studies on reproductive and nutritional cycles of the holothurian, *Holòthuria scabra*. — Mar. Biol., *1968*, v. 2, N 1, p. 54—65.

Krishnan S., Krishnaswamy S. Studies on the transport of sugars in holothurian, *Holothuria scabra*. — Mar. Biol., *1970*, v. 5, N 4, p. 303—306.

Lasker R., Boolootian R. A. Digestion of the alga Macrocystis pyrifera, by the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. — Nature, *1960*, v. 188, N 4756, p. 1130.

Lasker R., Giese A. C. Nutrition of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1954*, v. 106, N 3, p. 328—340.

Lavoie M. E. How sea stars open bivalves. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1956*, v. 111, N 1, p. 114—122.

Lavoie M. E., Holz G. G. How sea stars open bivalves. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1955*, v. 109, N 3, p. 363.

Lawrence J. M. The effect of starvation on the lipid and carbohydrate levels of the gut of the tropical sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). — Pac. sci., *1970*, v. 24, p. 487—489.

Lawrence J. M. On the relationships between marine plants and sea urchins. — Oceanogr. a. Mar. Biol. Ann. Rev., *1975*, v. 13, p. 213—286.

Lawrence J. M., Lawrence A. L., Giese A. C. Role of the gut as a nutrient storage organ in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. — Physiol. Zool., *1966*, v. 39, N 4, p. 281—290.

Lawrence D. C., Lawrence A. L., Green M. L., Mailman D. Intestinal absorption in the sea cucumber *Stichopus parvimensis*. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1967*, v. 20, N 2, p. 619—627.

Lawrence J. M., Lawrence A. L., Holland N. D. Annual cycle in the size of the gut of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). — Nature, *1965*, v. 205, N 4297, p. 1238—1239.

Lazarus S. S., Volk B. W Ultrastructure and acid phosphate distribution in the pancreas of rabbits. — Arch. Pathol., *1965*, v. 80, N 2, p. 135—147.

Leighton D. L., Jones L. G., North W. J. Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in southern California — In.: Proc. fifth inter. seaweed symp. Eds.: E. G. Young, J. M. McLaughlan. New York—London, Pergamon Press, *1966*, p. 141—153.

Lewis J. B. The food of some deep water echinoids from Barbados. — Bull. mar. sci. Gulf Caribb., *1963*, v. 13, N 2, p. 360—363.

Lewis J. B. Feeding and digestion in the tropical sea urchin *Diadema antillarum* Philippi. — Canad. J. Zool., *1964*, v. 42, N 4, p. 549—557.

Lison L. Histochimie et Cytologie animales. V. 2. Paris. Gauthier—Villars, *1960*, 842 p.

Ludwig H. Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. — Z. wiss Zool., *1880*, Bd 34, S. 333—365.

Ludwig H. Echinodermen (Stachelhäuter). — In: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd 2, Abt. 3. Leipzig, C. F. Winter, *1889*/ *1892*. 460 S.

Lyòns R. B., Weaver D. D. Quantitative and histochemical analyses of alkaline phosphatase in adult tissues and larve of the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. — Amer. Zool., *1962*, v. 2, N 4, p. 536—537.

Lyons R. B., Weaver D. D. Alkaline phosphatase studies on the adult and embryonic stages of the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. — *Anat. Rec., 1963,* v. 145, N 2, p. 255.

MacBride E. W. Echinodermata. — In: Cambridge Natural History. V. 1. Eds.: S. F. Harmer, A. E. Shipley. London, Macmillan, *1906*, p. 425—623.

MacGinitie G. E., MacGinitie N. Natural history of marine animals. New York, McGraw-Hill Book Co., *1949*. 473 p.

Magnus D. B. E. Der Federstern *Heterometra savignyi* im Roten Meer. — Natur u. Mus., *1963*, Bd 93, H. 9, S. 355—368.

Magnus D. B. E. Gezeitenströmung und Nahrungsfiltration bei Ophiuren und Crinoiden. — Helg. wiss. Meeresunters., *1964*, Bd 10, N 1/4, S. 104—117.

Massé H. Éthologie alimentaire de *Astropecten aranciacus* L. — In: 9th Eur. Mar. Biol. Symp., Oban, 1974. Aberdeen, *1975*, p. 343—355.
Massé H. Étude de l'alimentation de *Astropecten aranciacus* Linné. — Cah. Biol. mar., *1975*, t. 16, N 4, p. 459—510.
Mauzey K. P. Feeding behaviour and reproductive cycles in *Pisaster ochraceus*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1966*, v. 131, N 1, p. 127—144.
Mauzey K. P., Birkeland C., Dayton P. K. Feeding behaviour of asteroids and escape responses of their prey in the Puget Sound region. — Ecology, *1968*, v. 49, N 4, p. 603—619.
Mayo P., Mackie A. M. Studies of avoidance reactions in several species of predatory british seastars (Echinodermata : Asteroidea). — Mar. Biol., *1976*, v. 38, N 1, p. 41—50.
Moore H. B. A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Pt III. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1937*, v. 21, N 2, p. 711—719.
Moore H. B. Ecology of Echinoids. — In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Boolootian New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966*, p. 73—85.
Moore H. B., Jutare T., Bauer J., Jones J. The biology of *Lytechinus variegatus*. — Bull. mar. sci. Gulf Caribb., *1963*, v. 13, N 1, p. 23—53.
Moss J. E., Lawrence J. M. Changes in carbohydrate, lipid and protein levels with age and season in the sand dollar *Mellita quinquiesperforata* (Leske). — J. exp. mar. Biol. a. Ecol., *1972*, v. 8, N 3, p. 225—239.
Mortensen T On an extraordinary Ophiurid, *Ophiocanops fugiens* Koehler. — Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren., *1932*, v. 93, p. 1—21.
Muntz L., Ebling F. J., Kitching J. A. The ecology of *Lough Ine*. 14. Predatory activity of large crabs. — J. Anim. Ecol., *1965*, v. 34, N 2, p. 315—329.
Nagabhushanam A. K., Colman J. S. Carrion eating by ophiuroids. — Nature, *1959*, v. 184, N 4682, p. 285.
Nakazawa S. Dissociation of animal tissues by a toxic substance obtained from starfish. — Naturwissenschaften, *1960*, Bd 47, N 14, S. 327—328.
Nichols D. The histology of the tube-feet and clavulae of *Echinocardium cordatum*. — Quart. J. micr. Sci., *1959*, v. 100, pt I, p. 73—87.
Nichols D. The histology and activities of the tube-feet of *Antedon bifida*. — Quart. J. micr. Sci., *1960*, v. 101, pt. I, p. 105—117.
Nichols D. Echinoderms: experimental and ecological. — Oceanogr. a. Mar. Biol. Ann. Rev., *1964*, v. 2, p. 393—423.
Nimitz S. M. A. Histochemical study of the gut nutrient reserve in relation to reproduction and nutrition in the sea stars, *Pisaster ochraceus* and *Patiria miniata*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods. Hole, *1971*, v. 140, N 3, p. 461—481.
Nimitz S. M. A. Histochemical changes in gonadal nutrient reserves correlated with nutrition in the sea stars, *Pisaster ochraceus* and *Patiria miniata*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1976*, v. 151, N 2, p. 357—369.
Nørrevang A., Wingstrand K. G. On the occurence and structure of choanocyte-like cells in some Echinoderms. — Acta Zool., *1970*, v. 51, p. 249—270.
Novikoff A. B. The endoplasmic reticulum: a cytochemist's view (a review). — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., *1976*, v. 73, N 9, p. 2781—2787.
Novikoff A. B., Mori M., Quintana N., Yam A. Processing and packaging of secretory materials in the exocrine pancreas. — J. Histochem. a. Cytochem., *1976*, v. 24, p. 612—613.
Novikoff A. B., Novikoff P. M., Ma M., Shin W., Quintana N. Cytochemical studies of secretory and other granules associated with the endoplasmic reticulum in rat thyroid epithelial cells. — Adv. Cytopharmacol., *1974*, v. 2, p. 349—368.
Novikoff A. B., Yam A., Novikoff P. M. Cytochemical study of secretory process in transplantable insulinoma of Syrian golden hamster. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., *1975*, v. 72, N 11, p. 4501—4505.
Ogden J. C., Brown R. A., Salesky N. Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Phillipi: formation of halos around West Indian patch reefs. — Science, *1973*, v. 182, N 4113, p. 715—717.
Olmsted J. M. The comparative physiology of *Synaptula hydriformis*. — J. exp. Zool., *1917*, v. 24, N 2, p. 333—379.
Oomen H. A. P. C. Permeability of the gut in sea cucumbers. — Kon. Acad. Wetens, Amsterdam, Natur. Afd., *1926a*, v. 29, p. 1000—1007.
Oomen H. A. P. C. Verdaungsphysiologische Studien an Holothurien. — Pubbl. Staz. zool. Napoli, *1926b*, v. 7, p. 215—297.
Ormond R. F. G., Hanscomb N. J., Beach D. H. Food selection and learning in the Crown-of-thorns starfish, *Acanthaster planci* (L.). — Mar. Behav. a. Physiol., *1976*, v. 4, N 2, p. 93—105.
Oshima K. Über die Entdeckung eines Alginsäure spaltenden Enzymes und seine Eigenschaften. — Bull. Agric. Chem. Soc. Japan, *1931*, v. 7, p. 1—17
Osinchak J. Electron microscopic localization of acid phosphatase and thiamine pyrophosphatase activity in hypothalamic neurosecretory cells in the rat. — J. Cell. Biol., *1964*, v. 21, N 1, p. 35—47.
Paine R. T Vadas R. L. The effects of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. — Limnol., Oceanogr., *1969*, v. 14, N 5, p. 710—719.
Palade G. Intracellular aspects of the process of protein secretion. — Science, *1975*, v. 189, N 4200, p. 347—358.
Palay S. L., Karlin L. S. An electron microscopic study of the intestinal villus. I. The fasting animal. — J. Biophys., Biochem. a. Cytol., *1959a*, v. 5, N 3, p. 363—372.
Palay S. L., Karlin L. S. An electron microscopic study of the intestinal villus. II. The pathway of fat absorption. — J. Biophys., Biochem. a. Cytol., *1959b*, v. 5, N 3, p. 373—384.

Paul A. J., Feder H. M. The food of the sea star *Pycnopodia helianthoides* (Brandt) in Prince William Sound, Alaska. — Ophelia, *1975*, v. 14, N 1—2, p. 15—22.

Pearse J. S., Giese A. C. Food reproduction and organic constitution of the common Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1966*, v. 130, N 3, p. 387—401.

Peng R. K. Y., Williams D. C. Partial purification and some enzymatic properties of proteolytic enzyme fractions isolated from *Pisaster ochraceus* (Echinoderm) pyloric caeca. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1973*, v. 44B, N 4B, p. 1207—1217.

Pentreath R. J. The morphology of the gut and a qualitative review of digestive enzymes in some New Zealand Ophiuroids. — J. Zool. London, *1969*, v. 159, pt 4, p. 413—423.

Pentreath V. W., Cottrell G. A. Giant neurons and neurosecretion in the hyponeural tissue of *Ophiothrix fragilis* Abildgaard. — J. exp. mar. Biol. a. Ecol., *1971*, v. 6, N 3, p. 249—264.

Pequignat E. Skin digestion and epidermal absorption in irregular and regular urchins and their probable relation to the outflow of spherule-coelomocytes. — Nature, *1966*, v. 210, N 5034, p. 397—399.

Pequignat E. Observations sur cellules mobiles d'*Echinocardium cordatum* et de *Psammechinus*. — Bull. Soc. Linn. Normandie, sér. 10, *1968*, v. 9, fasc. 2a, p. 210—219.

Pequignat E. Absorption d'acides aminés dissous et de particules en suspension par les oursins. — Compt. rend. Soc. Biol., *1969*, v. 163, N 1, p. 101—104.

Pequignat E. Biologie des *Echinocardium cordatum* (Pennant) de la baie de Seine. Nouvelles recherches sur la digestion et l'absorption cutanées chez les Echinides et les Stellérides. — Forma Functio, *1970*, v. 2, N 1, p. 121—168.

Pequignat E. Some new data on skin-digestion and absorption in urchins and sea stars (*Asterias* and *Henricia*). — Mar. Biol., *1972*, v. 12, N 1, p. 28—41.

Pequignat E., Tiffon Y. Mise en évidence d'une activité amylolytique cutanée chez les echinides. — Compt. rend. Acad. Sci., sér. D, *1967*, v. 264, N 26, p. 3014—3015.

Perrier-Barta H., Felix J. M., Jacquot R. Accelerated maturation in B cells during short-term incubation of fetal rat pancreas. — J. Ultr. Res., *1975*, v. 52, N 2, p. 217—226.

Picard D. M., Michel-Bechet A., Athouel M., Rua S. Granules Neurosecretories, Lysosomes et Complexe GERL dans le Noyau Supra-Optique du Rat. Bipolarite des Complexes Golgiens. — Exp. Brain Res., *1972*, v. 14, N 4, p. 331—353.

Prim P., Lawrence J. M. Utilization of marine plants and their constituents by bacteria isolated from the gut of echinoids (Echinodermata). — Mar. Biol., *1975*, v. 33, N 2, p. 167—173.

Prosser C. L., Judson C. L. Pharmacology of haemal vessels of *Stichopus californicus*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1952*, v. 102, N 3, p. 249—251

Randall J. E. Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies. — Ecology, *1965*, v. 46, N 3, p. 255—260.

Rasmussen N. B. On taxonomy and biology of the North Atlantic species of the Asteroid genus *Henricia sanguinolenta* Gray. — Medd. Danm. fisk. havunders., *1965*, v. 4, N 17, p. 157—213.

Reese A. M. The old starfish-clam question. — Science, *1942*, v. 96, N 2501, p. 513—515.

Reichensperger A. Über das Vorkommen von Drüsen bei Crinoiden. — Zool. Anz., *1908*, v. 33, N 11, p. 363—367.

Reimer R. D., Reimer A. A. Chemical control of feeding in four species of tropical ophiuroids of the genus Ophioderma. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1975*, v. 51A, N 4A, p. 915—927.

Roaf H. E. Contributions to the physiology of marine invertebrates. — J. Physiol., *1909—1910*, v. 39, p. 438—452.

Rodegker W., Nevenzel J. C. The fatty acid composition of three marine invertebrates. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1964*, v. 11, N 1, p. 53—60.

Rosati F. The fine structure of the alimentary canal of holothurians. — Monit. zool. ital., *1968*, v. 2, N 2, p. 49—86.

Rosenbluth J. Fine structure of epineural muscle cells in *Aplysia californica*. — J. Cell Biol., *1963*, v. 17, N 2, p. 455—460.

Roubaud P. Le tube digestif D'*Ophiothrix quinquemaculata* (Delle Chiaje). Etude Histologique — Mise du point technique. — Vie et Milieu, sér. A, *1965*, t. XYI, fasc. 2A, p. 757—799.

Roushdy H. M., Hansen V. K. Ophiuroids feeding on phytoplankton. — Nature, *1960* v. 188, N 4749, p. 517—518.

Rundles C., Farmanfarmaian A. Absorption and transport of D-glucose in the intestine of *Thyone briareus*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1964*, v. 127, N 2, p. 387—388.

Ryberg E., Lundgren B. Secretory cells in the foregut of the Echinopluteus. — Arch. develop. Biol. Germ., *1975*, v. 177, N 4, p. 255—262.

Sawano E. On the digestive enzymes of *Caudina chilensis*. — Sci. Repts Tôhoku Univ., ser. 4, *1928*, N 3, p. 203—218.

Sawano E. Contributions to the knowledge of the digestive enzymes in invertebrates. II. Proteolytic in the starfish *Distolasterias nipon*. Sci. Repts Tokyo Bunrika Daigaku B, *1936*, N 2, p. 179—199.

Sawano E., Mitsugi K. Toxic effects of the stomach extracts of the starfishes on the heart of the oyster. — Sci. Repts Tôhoku Univ., ser. 4, *1932*, N 7, p. 79—88.

Sbarra A. J., Karnovsky M. L. The biochemical basis of phagocytosis. I. — J. Biol. Chem., *1959*, v. 234, N 6, p. 1355—1362.

Sbarra A. J., Karnovsky M. L. The biochemical basis of phagocytosis. II. — J. Biol. Chem., *1960*, v. 235, N 8, p. 2224—2229.

Schaefer M. B. An investigation of the effects of discharged wastes on kelp. California, Sacramento, State-Water Quality Control Board, *1964*. 124 p.

Schaff Z., Barry D. W., Grimley P. M. Cytochemistry of tubuloreticular structures in lymphocytes from patients with systemic lupus erythematosus and in cultured human lymphoid cells. — Lab. Invest., *1973*, v. 29, N 6, p. 577—586.

Schechter J., Lucero J. A light and electron microscopic investigation of the digestive system of the Ophiuroid *Ophiuroiderma panamensis* (Brittle Star). — J. Morphol., *1968*, v. 124, N 4, p. 451—481.

Schiemenz P. How do starfishes open oysters? — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1895—1897*, v. 4, p. 266—285.

Schneider K. C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, G. Fischer, *1902*. 983 p.

Schreiber B. Studi sull assorbimento intestinale nelle Oloturie. — Pubbl. Staz. zool. Napoli, *1930*, v. 10, p. 235—277.

Schreiber B. Esperimenti per lo studio dell' assorbimento intestinale nelle Oloturie. — Arch. zool. ital., *1932*, v. 16, p. 865—870.

Scott F. H. Food of the sea-urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*). — Contrib. Canad. Biol., *1901*, p. 49—54.

Smith J. E. On the nervous system of the starfish, *Marthasterias glacialis* (L.) — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, *1937*, v. 227, N 542, p. 111—173.

Smith R. E., Farquhar M. G. Lysosome function in the regulation of the secretory process in cells of the anterior pituitary gland. — J. Cell Biol., *1966*, v. 31, N 2, p. 319—347.

Sova V. V., Elyakowa L. A., Vaskovsky V. E. The distribution of laminarase in marine invertebrates. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1970*, v. 32, N 3, p. 459—464.

Stephens G. C., Schinske R. A. Uptake of amino acids by marine invertebrates. — Limnol., Oceanogr., *1961*, v. 6, N 2, p. 175—181.

Stephens G. C., Virkar R. A. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. IV. The influence of salinity on the uptake of amino acids by the brittle star *Ophiactis arenosa*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1966*, v. 131, N 1, p. 172—185.

Stone E. A. Some observations on the physiological function of the pyloric caeca of *Asterias vulgaris*. — Amer. Nat., *1897*, v. 31, p. 1035—1041.

Stott F. C. The spawning of *Echinus esculentus* and some changes in gonad composition. — J. exp. Biol., *1931*, v. 8, N 2, p. 133—150.

Stott F. S. The food canal of the sea urchin *Echinus esculentus* and its functions. — Proc. Zool. Soc. London, *1955*, v. 125, N 1, p. 63—86.

Stott F. C. Observations on the food canal and associated structures in the holothurian *Holothuria forskali*. — Proc. Zool. Soc. London, *1957*, v. 129, N 1, p. 129—136.

Swan E. F. Growth, autotomy and regeneration. — In: Physiology of Echinodermata. Ed. R. A. Boolootian. New York—London—Sydney, Wiley Intersci., *1966*, p. 397—434

Tanaka Y. Feeding and digestive processes of *Stichopus japonicus*. — Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., *1958*, v. 9, N C, p. 14—28.

Thomassin B. A. Feeding behaviour of the felt-, sponge-, and coral-feeder sea stars, mainly *Culcita scbmideliana*. — Helg. wiss. Meeresunters., *1976*, v. 28, N 1, p. 51—65.

Tillinghast E. K., Levasseur S. Protease activation in the starfish *Asterias forbesi*. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1975*, v. 50B, N 1B, p. 131—135.

Timko P. L. Sand dollars as suspension feeders: a new description of feeding in *Dendraster excentricus*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1976*, v. 151, N 1, p. 247—259.

Trefz S. M. Observations on the anatomy, both macroscopical and microscopical, of the intestinal tract and of accompanying organs and on the physiology of digestion in *Holothuria atra* (Jager) with additional observations on the ecology of holothurians and their possible role in the destruction of coral reefs. — U.S.A. Navy Dept. Office Naval Res., *1965*.

Tsurnamal M., Marder J. Observations on the basket star *Astroboa nuda* (Lyman) on coral reefs at Flat (Gulf of Agaba). — Israel. J. Zool., *1966*, v. 15, N 1, p. 9—17.

Valentinčič T Amino-acid chemoreception and other releasing factors in the feeding response of the sea star, *Marthasterias glacialis* (L.). — In: 9th Eur. Mar. Biol. Symp., Oban, 1974. Aberdeen, *1975*, p. 693—705.

Vasserot J. Caractère hautement spécialisé du régime alimentaire chez les Astérides *Echinaster sepositus* et *Henricia sanguinolenta*, prédateurs de Spongiaires. — Bull. Soc. Zool. France, *1961*, v. 86, N 6, p. 796—809.

Vevers H. G. Observations on feeding in Echinoderms. — Rep. Challenger Soc., *1954*, v. 3, N 1, p. 15—16.

Vevers H. G. Observations on feeding mechanisms in some echinoderms. — Proc. Zool. Soc. London, *1956*, v. 126, N 3, p. 484—485

Warner G. F., Woodley J. D. Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., *1975*, v. 55, N 1, p. 199—210.

Weese A. O. The food and digestive processes of *Strongylocentrotus droebachiensis*. — Publ. Puget Sound Biol. Stat., *1926*, v. 5, p. 165—179.

Wells H. W., Wells M. J., Gray I. E. Food of the sea star *Astropecten articulatus*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, *1961*, v. 120, N 2, p. 265—271.

Willams D. C. The occurence and distribution of digestive enzymes in the pyloric caecum of the purple starfish *Pisaster ochraceus*. — Comp. Biochem. a. Physiol., *1975*, v. 52A, N 1A, p. 85—91.

Wilson T. H. Intestinal Absorption. Philadelphia, W. B. Saunders, *1962*. 263 p.

Wilson S., Falkmer S. Starfish insulin. — Canad. J. Biochem., *1965*, v. 43, N 10, p. 1615—1624.

Winter W P., Neurath H. Purification and properties of a trypsin-like enzyme from the starfish *Evasterias troschelii*. — Biochemistry, *1970*, v. 9, N 24, p. 4673—4679.

Wintzell J. Bidrag till de Skandinaviska Ophiuridernas Biologi och Fysiologi. Dissertation. Uppsala, *1918*. 147 p.

Wiseman G. Absorption from the Intestine. London, Acad. Press, *1964*. 564 p.

Woodley J. D. The behaviour of some amphiurid brittle-stars. — J. exp. mar. Biol. a. Ecol., *1975*, v. 18, N 1, p. 29—46.

Yamanouchi T. Some preliminary notes on the behaviour of the holothurian *Caudina chilensis*. — Sci. Repts Tôhoku Univ. ser. 4, *1926*, N 2, p. 85—91.

Yamanouchi T. Notes on the behaviour of the holothurian *Caudina chilensis*. — Sci. Repts Tôhoku Univ., ser. 4, *1929*, N 4, p. 75—116.

Yamanouchi T. The daily activity rhythms of the holothurians in the coral reef of Palao Islands. — Publ. Seto mar. biol. Lab., *1956*, v. 5. N 4, p. 347—362.

Yokoe Y., Yasumasu I. The distribution of cellulase in invertebrates. — Comp. Biochem a. Physiol., *1964*, v. 13, N 4, p. 323—338.

Yonge C. M. Digestive processes in marine invertebrates and fishes. — J. Conseil, *1931*, v. 6, N 2, p. 175—212.

Yonge C. M. Evolution and adaptation in the digestive system of the Metazoa. — Biol. Rev., *1937*, v. 12, N 1, p. 87—115.

Young R. W. The role of the golgi complex in sulfate metabolism. — J. Cell Biol., *1973*, v. 57, N 1, p. 175—189.

Yungst J. Y. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feedings holothurian. — J. exp. mar. Biol. a. Ecol., *1976*, v. 23, N 1, p. 55—69.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1. Строение и функции пищеварительного тракта морских лилий (Crinoidea) 5

Анатомо-тканевые особенности 5

Питание и пищевое поведение 6

Светооптический анализ строения пищеварительного тракта морской лилии *Heliometra glacialis* 7

Глава 2. Строение и функции пищеварительного тракта голотурий (Holothuroidea) 9

Экология питания и пищевое поведение 9

Макроскопическая анатомия 10

Транспорт питательных веществ 11

Физиология пищеварения 12

Микроскопическое строение 13

Светооптический анализ строения кишечного тракта голотурии *Cucumaria frondosa* 15

Тонкое строение эпителия пищеварительного тракта голотурии *Cucumaria frondosa* 21

Глава 3. Строение и функции пищеварительного тракта морских звезд (Asteroidea) 35

Анатомо-физиологические и тканевые особенности строения 35

Питание и пищевое поведение 40

Физиология и биохимия пищеварения 43

Светооптический анализ строения пищеварительной системы морских звезд *Asterias rubens* 45

Тонкое строение эпителия пищеварительного тракта морской звезды *Asterias rubens* 50

Глава 4. Строение и функции пищеварительного тракта морских ежей (Echinoidea) 61

Анатомо-физиологические особенности 61

Питание и пищевое поведение 62

Физиология и биохимия пищеварения 64

Микроскопическое строение 66

Светооптический анализ строения пищеварительного тракта морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* 68

Ультраструктура эпителия пищеварительного тракта морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* 73

Глава 5. Строение и функции пищеварительного тракта офиур (Ophiuroidea) 84
Макроскопическая анатомия 84
Экология питания и особенности пищевого поведени 84
Физиология пищеварения 86
Микроскопическое строение 86
Светооптический анализ строения желудка офиуры *Ophiopholis aculeata* 88
Ультраструктура эпителия желудка офиуры *Ophiopholis aculeata* 91

Глава 6. Основные закономерности строения кишечного эпителия в типе иглокожих 99

Литература 105

Галина Филипповна Филимонова

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ИГЛОКОЖИХ

Утверждено к печати
Мурманским морским биологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства *В. Б. Зинчук*
Художник *Г В. Смирнов*
Технический редактор *Г А. Бессонова*
Корректоры *Ж. Д. Андронова* и *С. В. Добрянская*

ИБ № 8854

Сдано в набор 21.12.78. Подписано к печати 03.07.79. М-27202. Формат 70×108 $^1/_{16}$. Бумага офсетная № 1. Гарнитура литературная. Фотонабор. Печать офсетная. Печ. л. $7^1/_2$ + 2 печ. л. на меловой бумаге. Усл. печ. л. 13.3. Уч.-изд. л. 14.32. Тираж 1000. Изд. № 7193. Тнп. зак. № 1029. Цена 2 р. 30 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
100164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

2 р. 30 к.



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ

ОТДЕЛЕНИЕ

